



**L'abeille à travers champs : quelles interactions entre
Apis mellifera L et le paysage agricole (Gers 32) ? : le
rôle des structures paysagères ligneuses dans l'apport de
ressources trophiques et leurs répercussions sur les traits
d'histoire de vie des colonies**

Fanny Rhoné

► **To cite this version:**

Fanny Rhoné. L'abeille à travers champs : quelles interactions entre Apis mellifera L et le paysage agricole (Gers 32) ? : le rôle des structures paysagères ligneuses dans l'apport de ressources trophiques et leurs répercussions sur les traits d'histoire de vie des colonies. Géographie. Université Toulouse le Mirail - Toulouse II, 2015. Français. NNT : 2015TOU20022 . tel-01282499

HAL Id: tel-01282499

<https://theses.hal.science/tel-01282499>

Submitted on 3 Mar 2016

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par :

Université Toulouse - Jean Jaurès

Présentée et soutenue par :

Fanny Rhoné

le jeudi 25 juin 2015

Titre :

L'abeille à travers champs. Quelles interactions entre *Apis mellifera* L. et le paysage agricole (Gers, 32) ?

Le rôle des structures paysagères ligneuses dans l'apport de ressources trophiques et leurs répercussions sur les traits d'histoire de vie des colonies

École doctorale et discipline ou spécialité :

ED TESC : Géographie et aménagement

Unité de recherche :

GEODE, UMR 5602, CNRS/UTJ

Directeur/trice(s) de Thèse :

Dominique Laffly, Professeur, Université Toulouse Jean Jaurès

Jury :

Rapporteur : Patrick Giraudoux, Professeur, Université de Franche-Comté

Rapporteur : Raphaël Mathevet, Directeur de recherche, CEFÉ-CNRS, Montpellier

Examineur : Jean-François Odoux, Ingénieur de recherche, INRA, Le Magneraud

Examineur : Eric Maire, Ingénieur de recherche, CNRS, Université Toulouse Jean Jaurès

Président : Jean-Paul Métaillé, Directeur de recherche, CNRS, Université Toulouse Jean Jaurès



À Ivan et à mes deux familles...

Abréviations

AU : Aurimont

BCAE : Bonnes Conditions Agricoles et Environnementales

CA : Castillon-Debats

EN : Encausse

ICHN : Indemnité Compensatoire au Handicap Naturel

MAE : Mesures Agri-Environnementales

MAEC : Mesures Agri-Environnementales et Climatiques

MAER : Mesures Agri-Environnementales Rotationnelles

MAET : Mesures Agri-Environnementales Territorialisées

MAP : Ministère de l'Agriculture et de la Pêche

MO : Monblanc

PAC : Politique Agricole Commune

PGM : Plantes Génétiquement Modifiées

PF : Paysage Fermé

PI : Paysage Intermédiaire

PI : Saint-Pierre-d'Aubeziès

PO : Paysage Ouvert

PPM : Potentiel de Production de Miel

SAU : Surface Agricole Utile

SIE : Surface d'Intérêt Écologique

TA : Taybosc

THV : Traits d'Histoire de Vie

Avant-propos

Enfin vient ce moment tant attendu des remerciements qui symbolise la fin de la thèse, la fin d'une première étape, la fin d'une longue aventure ! Aventure qui m'a appris beaucoup sur la recherche, le monde magique des abeilles, et même bien au-delà...

Cette fin de thèse m'amène à remercier de nombreuses personnes à commencer par mes encadrants Dominique Laffly et Eric Maire pour m'avoir accompagnée durant ces quelques (nombreuses) années. Je remercie également les rapporteurs de ce travail Patrick Giraudoux et Raphaël Mathevet, mais aussi les membres de mon comité de thèse Sylvie Guillaume, Gérard Briane, Bertrand Schatz et plus particulièrement Jean François Odoux de l'INRA du Magneraud pour ses nombreux conseils et encouragements, avec qui l'aventure continue pour encore deux ans ! Mes pensées vont également à mes partenaires de terrain très précieux à commencer par Virginie Britten de l'ADAM qui m'a la première, fait confiance dès le master 2 et permis de me lancer dans une telle aventure. Sans son soutien il ne m'aurait pas été possible de mettre en place toute la démarche expérimentale concernant le suivi des colonies. Au-delà, ses nombreux encouragements m'ont permis de faire front face à la lourdeur des protocoles expérimentaux mis en place pour le suivi des colonies. Je garde également de très bons souvenirs des moments de pose entre l'ouverture de deux ruches, des mesures de nuit à la lampe de poche et j'en passe... ! Je remercie parallèlement les apiculteurs Denis Sape, Philippe Kindts, Philippe Gaye, Frédéric Pastre et Vincent Bouchot. Leurs conseils et soutien logistique m'ont été d'un grand secours, et sans eux, je n'aurais pas pu réaliser l'ensemble de ce travail. Mes pensées vont également à l'Association Botanique Gersoise (ABG) et tout particulièrement à Hervé Bellat qui s'est beaucoup intéressé à ce sujet et m'a été d'une grande aide lors des phases de prospection sur le terrain, à la recherche des meilleurs sites d'étude possibles, ainsi que lors de la réalisation des inventaires botaniques. Je pense d'ailleurs à Lucie Gendron qui a accepté d'être stagiaire et de prendre en charge une grande partie des inventaires. Mes remerciements s'adressent également à l'Association Arbre et Paysage 32 (AP32) pour le soutien logistique (notamment le prêt d'un C15 sans lequel je n'aurais pas pu réaliser une partie de mes expérimentations) et tout particulièrement à Emilie

Bourgade pour son aide sur le terrain. Je remercie également la Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité (FRB) d'avoir accepté de financer une grande partie de ce projet, ainsi que le laboratoire GEODE de m'avoir accueillie et permis de réaliser cette étude. Je pense à plusieurs de ses membres de nombreuses fois sollicités dont Hugues Barcet, professionnel des crêpes et de la chantilly maison, mais avant tout fin connaisseur de nombreux logiciels de cartographie ; Nicolas Demunick, spécialiste des champignons en tous genre mais également des angiospermes, Sandrine Buscaino, professionnelle des ordres de mission et autres aspects administratifs...toujours arrangeante ! Je remercie également Vanessa Py, Florence Mazier, et Thomas Houet, toujours disponibles pour apporter un regard critique, de nombreux conseils, mais également garantir une certaine ambiance lors des repas partagés à midi ! Mes remerciements s'adressent aussi à tous les doctorants que j'ai eu le plaisir de rencontrer et avec lesquels j'ai passé de nombreux moments inoubliables. Je pense avant tout à mes deux coéquipiers de bureau, Nico le coco et miss France qui m'ont beaucoup soutenue, encouragée, aidée à faire face dans les moments difficiles, et avec qui je garde beaucoup de souvenirs...je n'oublie pas non plus les nombreux autres doctorants dont Nafissa avec qui j'ai beaucoup apprécié de travailler, Carole et nos expéditions sous la pluie ou perdues en plein milieu du Tarn à devoir rentrer en taxi, Elodie grâce à qui j'ai pu avoir quelques résultats sur mes pollens (que je n'ai malheureusement pas vraiment pu intégrer), Anja et ses soirées montagnardes, Dario, Ivaldo, Gégette la courgette, ma coéquipière de bibliothèque, Charline avec qui j'ai parcouru de nombreux kilomètres à vélo entre le centre-ville et l'université, et tous les autres que je n'ai pas la place de citer ici...Je pense également à quelques amis non doctorants qui m'ont été d'un grand soutien et m'ont offert de bons bols d'airs pour me changer les idées : Aurélie avec qui j'ai eu l'honneur de déguster mon premier magret de canard / frites au fin fond du Gers après de rudes journées de prospection à la recherche de sites , Mag la réalisatrice, Adam avec qui j'ai eu l'occasion de refaire le monde plusieurs fois, Susanna et nos longues heures de discussion, Cathie la chauve souris qui m'a aidée à prendre du recul sur la thèse, et tous les autres ...

Enfin, je tiens à remercier mes familles pour leur immense soutien, et leur patience. Sans eux ce travail n'aurait jamais pu aboutir. Je pense en particulier à

mes parents, mes frangibus Math et Nico, mon coach personnel Cam et nos rendez-vous téléphoniques du mercredi. Mes pensées vont également et tout particulièrement à Marcel qui fait partie des rares lecteurs assidus de ma thèse et qui a accepté d'être mon relecteur de la première à la dernière page ; Carmen, Lucia, Natacha, Julien et leurs mots toujours encourageants. Enfin mes plus grands remerciements vont à mon compagnon de route Ivan qui a réussi à passer l'épreuve du feu en me supportant durant une grande partie de ces années de thèse, sans jamais baisser les bras !

Je dédie cette thèse à Paul et Liv les deux anges de Flo et Phano ...



Sommaire

Abréviations	3
Avant-propos	4
Sommaire	7
Introduction générale	9
Partie 1 - Contexte, problématique et approche méthodologique	20
Introduction de la première partie	21
Chapitre 1 - Contexte, problématique et aire d'étude	23
Introduction	23
1.1. Paysages agricoles et abeille domestique : quelles interactions ? quels bilans ? quelles questions ?	24
1.2. Modèle d'analyse	91
1.3. Aire d'étude	106
Conclusion	118
Chapitre 2 - Approche méthodologique	119
Introduction	119
2.1. Choix des sites d'étude	121
2.2. Collecte et constitution des bases de données exogènes	135
2.3. Collecte des données endogènes	150
2.4. Méthode d'analyse des données	192
Conclusion	220
Conclusion de la première partie	222
Partie 2 – Analyse paysagère des zones de ressources trophiques	224
Introduction de la deuxième partie	225
Chapitre 3 : Étude de l'organisation spatiale des zones de ressources trophiques	229
Introduction	229
3.1. Caractérisation de la composition des unités et sous-unités fonctionnelles	229
3.2. Analyse de la configuration spatiale des zones ressources	255
3.3. Discussion	266
Conclusion	273
Chapitre 4 : Étude de la disponibilité spatio-temporelle des ressources floristiques nectarifères et pollinifères en contexte paysager agricole gersoïse	275
Introduction	275
4.1. Caractérisation des ressources floristiques nectarifères et ou pollinifères	276
4.2. Caractérisation de l'organisation spatio-temporelle des faciès de ressources trophiques	288
4.3. Estimation du Potentiel de Production de Miel des mosaïques paysagères	321
4.4. Discussion	330
Conclusion	338
Conclusion de la deuxième partie	340
Partie 3 – Étude de l'adaptation des colonies au contexte paysager	342

Introduction de la troisième partie	343
Chapitre 5 : Analyse des stratégies de butinage	345
Introduction	345
5.1. Caractérisation des ressources floristiques mobilisées en fonction des sous-unités fonctionnelles.	345
5.2. Évolution phénologique des stratégies de butinage	358
5.3. Impacts de l'organisation spatiale des mosaïques paysagères sur l'exploitation spatio-temporelle des ressources nectarifères	365
5.4. Discussion	369
Conclusion	378
Chapitre 6 : Analyse des traits d'histoire de vie des colonies	379
Introduction	379
6.1. Caractérisation de l'évolution saisonnière de la dynamique de développement des colonies	380
6.2. Analyse des modes d'adaptation des colonies en fonction des types de mosaïques paysagères	397
6.3. Analyse des impacts de la composante ligneuse sur la dynamique de développement des colonies	416
6.4. Discussion	422
Conclusion	427
Conclusion de la troisième partie	429
Conclusion générale	431
Références bibliographiques	437
Annexes	483
Table des illustrations	516
Liste des figures	516
Liste des tableaux	519
Liste des photos	520
Liste des annexes	521
Table des matières	522

Introduction générale

- **Contexte et enjeux de recherche**

Depuis plusieurs millénaires, les activités humaines et en particulier l'agriculture, ont conduit à la transformation progressive d'une grande partie de la surface terrestre (Foley *et al.*, 2005 ; Burel *et al.*, 2008). Cependant les rapports de l'homme avec la biosphère ont évolué de manière radicale au cours des trois derniers siècles (Barbault *et al.*, 2008). L'ampleur des répercussions des actions humaines sur la composition, l'organisation et la dynamique spatiale de la couverture terrestre, a incité Crutzen et Stoemer à appeler « Anthropocène » cette nouvelle époque géologique (2000).

La prise de conscience de ces répercussions sur la biodiversité est symboliquement rattachée au Sommet de la Terre de Rio de Janeiro en 1992 et à la mise en place de la Convention sur la diversité biologique ratifiée par 182 pays ainsi que par l'Union Européenne (Barbault *et al.*, *op.cit.*). Cette mobilisation planétaire traduit la montée en puissance des inquiétudes liées à ce qui s'apparente à une 6^{ème} crise d'extinction en masse des espèces ainsi qu'à l'érosion de la diversité génétique des espèces domestiques (Thomas *et al.*, 2004). Longtemps confinée aux sciences de la nature, la « biodiversité » pénètre le champ des sciences de l'homme et de la société via la Convention sur la diversité biologique. Elle y est définie comme :

«La variabilité des organismes vivants de toute origine y compris, entre autres, les écosystèmes terrestres, marins et autres écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie : cela comprend la diversité au sein des espèces [diversité génétique], entre les espèces [diversité taxinomique], ainsi que celle des écosystèmes [diversité écosystémique]» (Nations Unies, 1992)

Le concept de biodiversité¹ n'appartient plus dès lors, aux seuls biologistes. Il s'inscrit au cœur de préoccupations et de conflits d'intérêts. Il va au-delà de l'étude de la diversité du vivant, de son état, de ses mécanismes et de son rôle dans le fonctionnement des écosystèmes et souligne plutôt un enjeux planétaire (Barbault *et al.*, 2002).

¹ Le néologisme « biodiversité » est né suite à la tenue d'une conférence scientifique en 1986 à Washington : The National Forum on BioDiversity (Wilson, 1988).

L'érosion de la biodiversité des écosystèmes naturels a été longtemps au cœur des préoccupations, bien que de nombreux paysages anthropisés notamment agricoles, contiennent une diversité spécifique ou agrobiodiversité comparable (Altieri, 1999). Cette dernière est définie par Barbault *et al.* (1997) comme « *la variété et la variabilité des organismes vivants qui contribuent à l'alimentation et à l'agriculture dans le sens le plus large, et aux connaissances associées à elle* ». Les enjeux du maintien de l'agrobiodiversité, notamment en contexte paysager agricole dit également ordinaire, sont majeurs. Le rapport issu de l'évaluation des Écosystèmes pour le Millénaire (EM), commandité par l'ONU en 2000, fait ainsi état du rôle incontournable des écosystèmes et des organismes vivants dans les processus qui façonnent l'environnement dans lequel nous vivons (MAE, 2005). Ces processus qualifiés de « *services écosystémiques* » bénéficient directement et indirectement au bien être humain et permettent le bon fonctionnement des systèmes de production agricole. Quatre grands types de services ont été identifiés : l'entretien (pédogénèse, photosynthèse, etc.), l'approvisionnement (aliments, eau, fibres, énergies, etc.), la régulation (purification des eaux, régulation des maladies, du climat, etc.) et les services culturels (loisirs, spiritualité, éducation, etc.), (*ibid.*). Selon Zhang *et al.*, (2007), l'agriculture fournit et reçoit en particulier deux types de services écosystémiques, l'entretien et la régulation. D'après ces constats, l'érosion de l'agrobiodiversité pose la question du devenir des systèmes de production agricole, voire à plus long terme des équilibres socio-politiques et environnementaux.

Selon Burel *et al.* (2008), l'organisation (composition et structure spatiale) des paysages « *conditionne l'expression des services écosystémiques et ainsi les bénéfices mutuels entre agriculture et biodiversité* ». La fragmentation et la connectivité sont des paramètres paysagers primordiaux pour permettre la dispersion et la disponibilité des auxiliaires des cultures. La prise de conscience de cette interdépendance, et la nécessité de concilier au sein de l'espace agricole un double enjeu de production des activités socio-économiques et culturelles et de protection voire de conservation de la biodiversité, place la problématique de l'organisation des paysages et de leur caractère multifonctionnel au cœur du débat scientifique (Seppelt *et al.*, 2013). Sa prise en compte s'avère en effet indispensable pour permettre et favoriser le maintien de l'agrobiodiversité.

À l'heure actuelle, deux conceptions de l'organisation des paysages s'opposent. L'une dite du « *land-sparing*² » favorable à une dichotomie ou ségrégation spatiale entre zones de production à caractère intensif et réservoirs de biodiversité (Fischer *et al.*, 2008 ; Burel *et al.*, 2008). L'autre connue sous l'expression « *land-sharing*³ » privilégie une approche intégrée voire « symbiotique » de l'agriculture et de la biodiversité en favorisant une forte interaction et intégration de ces deux entités sur un seul et même espace (Grau *et al.*, 2013 ; Fischer *et al.*, *op.cit.*; Figure 1).

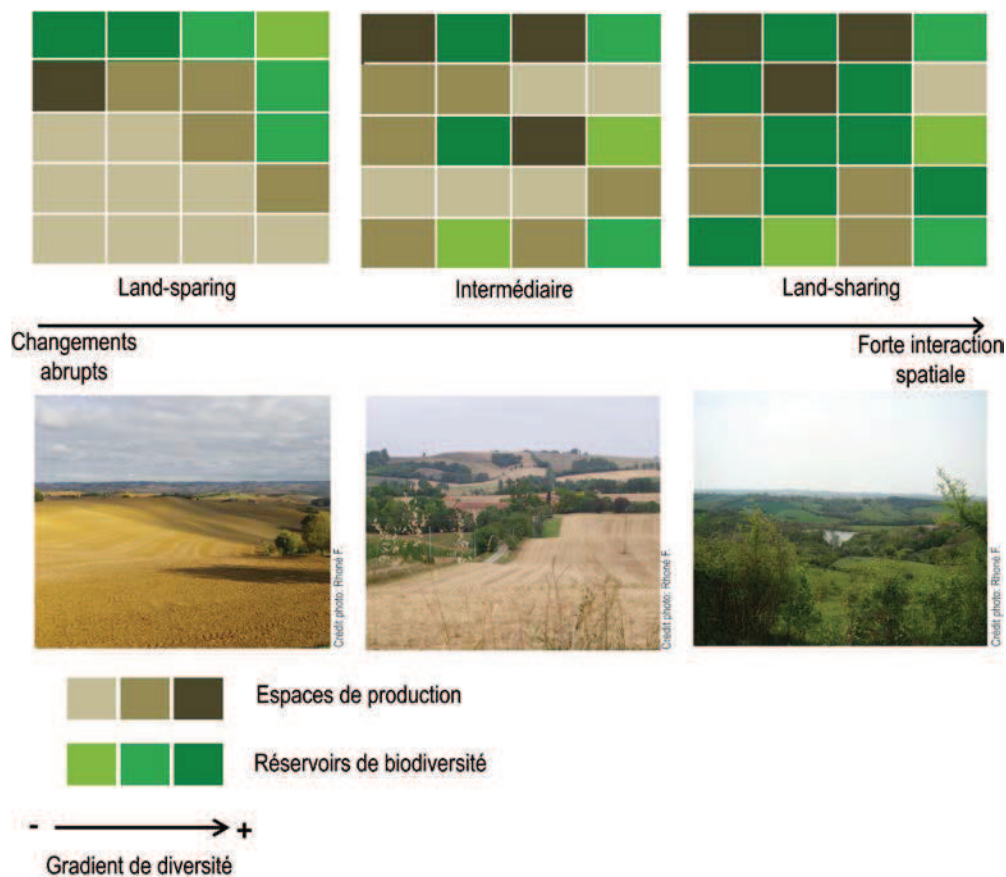


Figure 1 : Land-sparing versus land-sharing en contexte paysager agricole français, ou deux modèles d'organisation de l'espace (*modifié d'après Fischer et al. 2008*)

Toutefois, questionner la pertinence de ces différents « modèles » paysagers présuppose une connaissance approfondie des interactions entre agriculture et agrobiodiversité à toutes les échelles spatiales, de la parcelle au paysage. L'étude

² Littéralement, partage des terres, division de l'espace.

³ Littéralement, le partage des terres.

de ces interactions s'est longtemps fondée sur une approche taxinomique de la diversité correspondant à un suivi de l'évolution de la richesse et ou de la diversité génétique, spécifique, voire écosystémique (Levrel, 2007). Jusqu'à présent peu de travaux ont fait le choix d'une approche fonctionnelle de la diversité, moins encore à l'échelle paysagère qui permet pourtant d'embrasser une plus grande complexité spatiale et d'apporter une meilleure compréhension des phénomènes. Cette seconde approche, fortement influencée par l'écologie évolutive, consiste à évaluer via l'observation des Traits d'Histoire de Vie ou THV (*Life History Traits*) d'une espèce, l'impact de l'organisation de l'espace sur sa survie et son succès reproducteur (*fitness*) (Barbault, 2008b ; Moreno *et al.*, 2007). Les THV désignent quant à eux un ensemble de descripteurs biologiques et comportementaux quantitatifs en lien avec une espèce (âge, taille, taux de fécondité, mortalité, etc.) permettant ainsi de dégager son profil biologique et démographique. Ils traduisent une réponse adaptative de l'espèce, nommée « stratégie » ou « compromis », face aux modifications et ou contraintes environnementales (Barbault, *op.cit.*).

Cette approche permet une meilleure compréhension et évaluation du rôle d'un organisme et de sa capacité d'adaptation à différents contextes ou systèmes paysagers. Toutefois, son caractère « chronophage » n'offre pas la possibilité d'appréhender l'agrobiodiversité dans son ensemble, à moins de disposer de moyens importants. Il semble donc d'autant plus pertinent de faire porter l'analyse fonctionnelle de la diversité sur des espèces représentatives ou bioindicatrices de tendances, généralisables pour une majorité d'entre elles (Fleishman *et al.*, 2005).

Selon Gras *et al.* (1989) « les indicateurs sont des variables [...] qui fournissent des renseignements sur d'autres variables plus difficiles d'accès [...] ». Ils permettent de faciliter la compréhension de systèmes complexes et de guider les utilisateurs dans la prise de décisions appropriées (Mitchell *et al.*, 1995). L'importance du rôle des indicateurs pour l'évaluation du niveau de biodiversité des territoires apparaît dès 1994 (Harper *et al.*, 1994). Burel *et al.* (2008) distinguent deux grands ensembles (Figure 2):

- les bioindicateurs directs qui évaluent « directement » la biodiversité (étude du fonctionnement et ou de l'abondance d'espèces, de taxons, d'écosystèmes, etc.) ;
- les bioindicateurs indirects qui appréhendent la biodiversité via les facteurs de risque ou d'opportunité que constituent certains paramètres environnementaux ou paysagers pour celle-ci. Ce type d'indicateur s'appuie sur des mesures autres que la biodiversité mais qui leur restent étroitement associées : fragmentation des habitats, longueur des haies, etc. (Burel *et al.*, 2008).

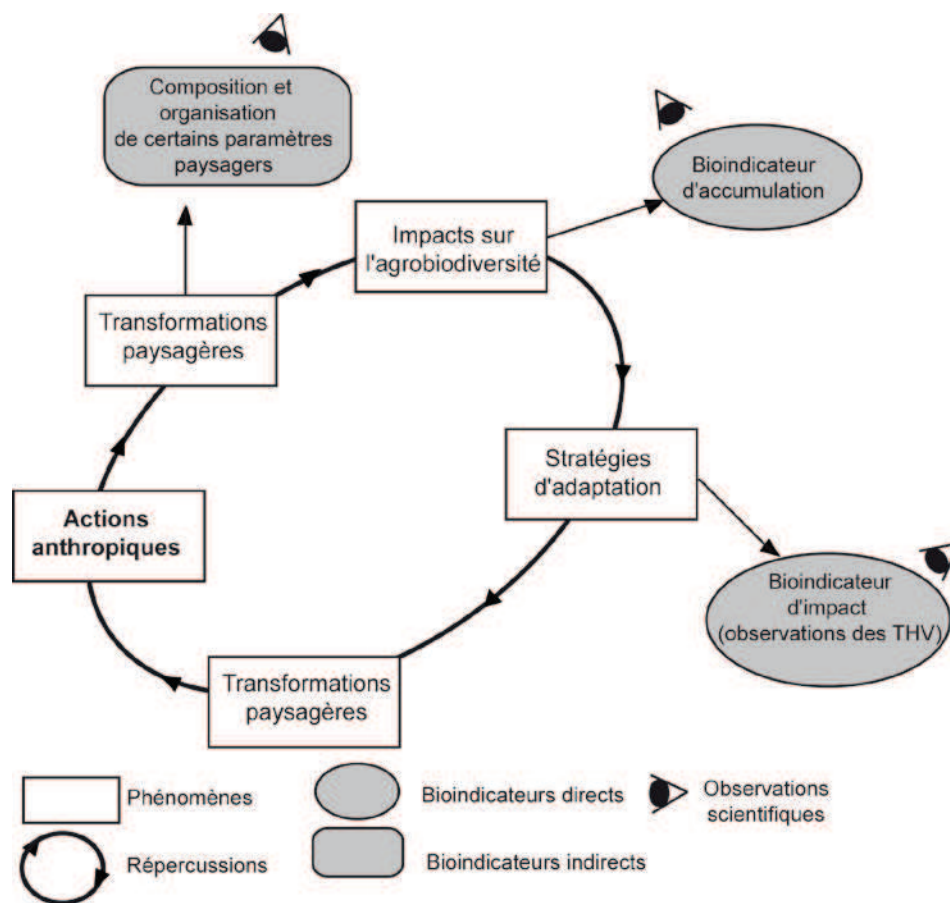


Figure 2 : Indicateurs directs et indirects de biodiversité. Les bioindicateurs d'accumulation concernent les organismes qui emmagasinent certaines substances dans l'environnement (ex. abeille / pesticides). Les bioindicateurs d'impacts présentent des modifications ou des adaptations en fonction de leur degré d'exposition à diverses transformations paysagères et environnementales.

Récepteurs et émetteurs d'informations, les biodindicateurs constituent un moyen fiable pour évaluer et comprendre les répercussions de l'organisation et de la composition spatio-temporelle des paysages sur l'agrobiodiversité (Figure 2).

- **Un cas d'étude, l'abeille domestique**

Parmi l'ensemble des bio-indicateurs, nous avons fait le choix de nous intéresser au cas de l'abeille domestique *Apis mellifera* L. dont le «statut d'indicateur» est officiellement reconnu par les scientifiques et politiques⁴ (Pointereau *et al.*, 2010 ; Badiou-Bénéteau *et al.*, 2013). L'accumulation de substances toxiques dans et à l'extérieur de son organisme procure à l'étude de l'abeille domestique une place prépondérante dans le cadre de la surveillance de pollutions environnementales d'origines phytopharmaceutiques ou autres (Lambert *et al.*, 2012 ; Gerster 2012). Elle s'avère très peu étudiée en tant qu'indicateur d'impacts liés à l'évolution de la structure et de la composition des paysages (Härtel et Steffan-Dewenter, 2014). Pourtant, espèce mutualiste et polylectique⁵, elle est impliquée dans le processus de pollinisation de nombreuses plantes à fleurs sauvages et cultivées. En contre partie, elle profite de la floraison de ces plantes pour l'acquisition de ressources polliniques et nectarifères (Pouvreau, 2004 ; Klein *et al.*, 2007 ; Kearns *et al.*, 1998). Elle interagit avec une multitude de composantes paysagères et d'espèces floristiques (Requier, 2013 ; Odoux *et al.*, 2012). Moins spécialiste et plus mobile que nombre d'autres pollinisateurs, elle s'avère indispensable au bon fonctionnement de nombreux écosystèmes (Kevan, 1999 ; Breeze *et al.*, 2011). Elle peut donc être considérée comme un élément « clé de voute » pour une grande partie de la chaîne trophique. À l'interface entre des enjeux de conservation de la biodiversité et de production alimentaire, l'abeille domestique semble être un bioindicateur pertinent pour étudier l'impact des pressions anthropiques sur l'agrobiodiversité et mener une réflexion sur l'aménagement des paysages agricoles.

⁴ Actuellement un projet de loi en deuxième lecture au Sénat prône la reconnaissance de l'abeille domestique comme bio-indicateur, dans le cadre de la surveillance de l'usage de produits phytopharmaceutiques <http://www.senat.fr/espace_presse/actualites/201403/le_projet_de_loi_davenir_pour_lagriculture_lalimentation_et_la_foret.html>.

⁵ L'abeille domestique est une espèce généraliste (non spécialiste) qui mobilise plusieurs familles de plantes à fleurs.

Au-delà de son rôle de bio-indicateur, questionner l'abeille domestique doit permettre de contribuer à apporter des éléments de réponse face aux importantes pertes auxquelles celle-ci est confrontée depuis plusieurs années (Van Engelsdorp, et Meixner, 2010). Bien qu'une multiplicité de causes soient généralement évoquées, l'effet conjugué pesticides-pathogènes est souvent présenté comme facteur explicatif prédominant (Wu *et al.*, 2012; Di Prisco *et al.*, 2013). La problématique liée à la disponibilité spatio-temporelle de la ressource trophique en contexte agricole reste appréhendée de façon relativement marginale comme nous le verrons ultérieurement, bien que plusieurs travaux évoquent notamment la présence d'importantes périodes de disette (Requier, 2013 ; Odoux *et al.*, 2014 ; Naug, 2009). De plus, le rôle de cette ressource s'avère rarement appréhendé à l'échelle globale du paysage.

- **Objet de recherche**

En partant du postulat que les paysages agricoles et leurs variations locales offrent des conditions de vie différenciées au développement de la biodiversité; notre travail de recherche consiste à apporter de nouvelles connaissances quant à l'impact de l'organisation de ces paysages sur les processus écologiques (*pattern-process*), en prenant appui sur le cas de l'abeille domestique *Apis mellifera* L.. Questionner le rapport à l'espace des colonies, c'est avant tout appréhender leurs interactions avec la ressource alimentaire floristique (dite trophique), disponible à l'échelle paysagère.

L'objet de notre recherche consistera donc plus précisément à analyser l'impact de différentes structures ou matrices paysagères agricoles sur l'évolution des THV de colonies d'abeilles domestiques dans le département du Gers (France, 32), à travers le prisme de l'organisation spatio-temporelle de la ressource trophique (Figure 3). Une attention particulière sera portée au rôle spécifique de la composante ligneuse dans l'apport de cette ressource et dans ses répercussions sur les traits d'histoire de vie. Les multiples intérêts que celle-ci semble présenter aussi bien du point de vue de l'agrobiodiversité, de l'agriculture, que des sociétés en général (Dupraz et Liagre, 2008), nous ont incité à questionner sa pertinence du point de vue de l'abeille domestique.

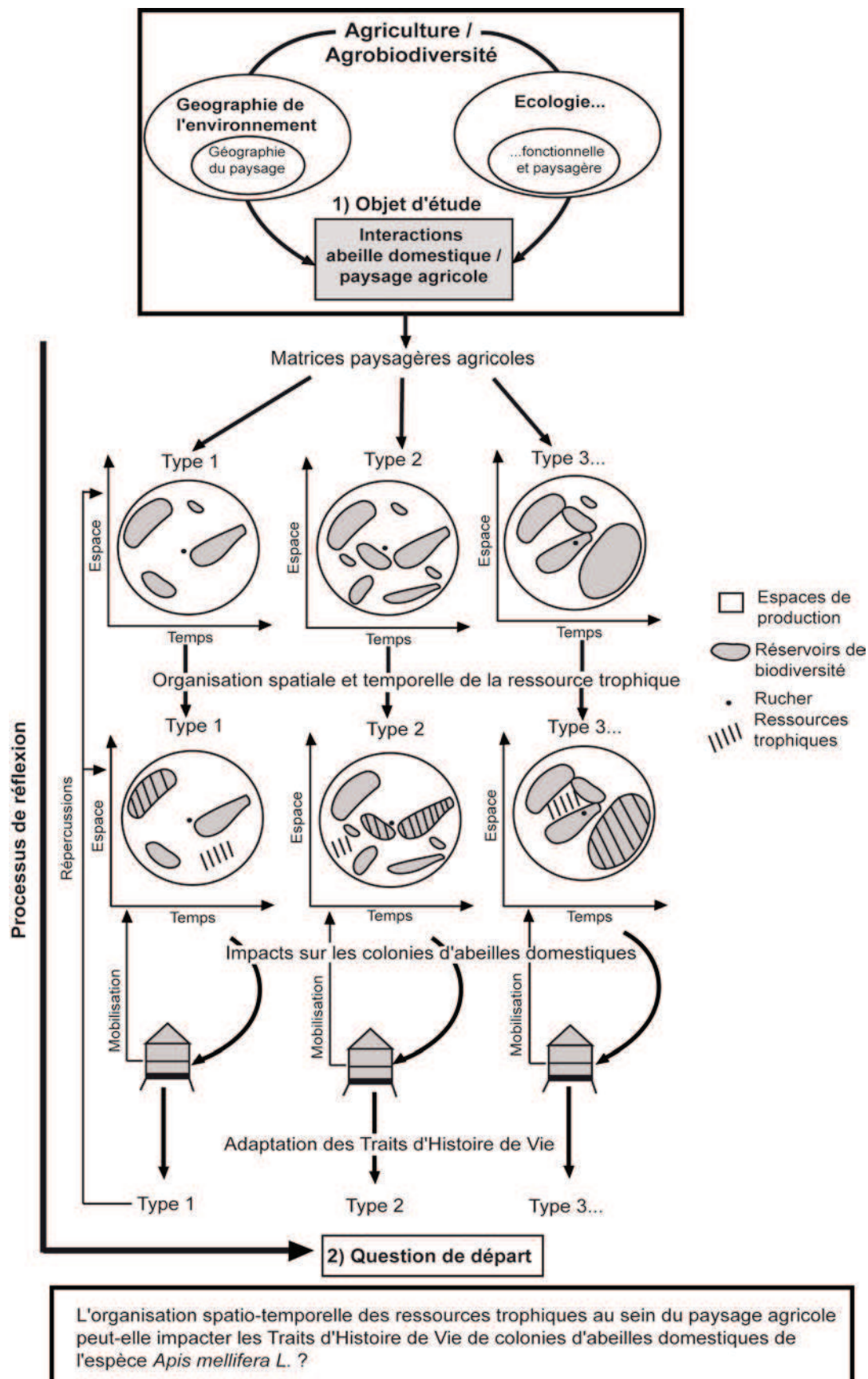


Figure 3 : Objet d'étude et question de départ

Cette étude doit nous permettre de répondre à deux objectifs principaux :

- comprendre la façon dont l'abeille interagit et mobilise le paysage en général et la composante ligneuse en particulier dans le temps et dans l'espace ;
- identifier les patrons paysagers les plus favorables au développement biodémographique des colonies.

Au-delà de la problématique de l'abeille et des pollinisateurs, notre travail s'inscrit dans le cadre d'une réflexion plus large sur l'aménagement des paysages agricoles et la manière d'y concilier les nombreux enjeux évoqués précédemment.

Cette approche, qui s'inscrit dans une logique transdisciplinaire, mobilise la géographie du paysage et l'écologie évolutive et paysagère, aspect que nous développerons ultérieurement, (Figure 3).

- **L'intérêt et la nature de l'approche géographique adoptée**

La géographie « *intéressée depuis longtemps par les modifications anthropiques de la nature* » (Reclus, 1866 ; Mathevet et Poulin, 2006) constitue une entrée intéressante pour appréhender notre objet d'étude. Par l'approche spatiale des interactions société – nature, elle permet d'apporter des éléments d'explication des phénomènes et des processus.

Parmi les différentes entrées possibles de l'étude de ces interactions, la dimension paysagère est celle que nous avons choisi de mobiliser pour mener notre recherche. Le paysage sera appréhendé dans sa conception systémique telle que définie par T. Brossard et J-C Wieber (Brossard et Wieber, 1980), ce qui sera précisé ultérieurement. Cette approche doit permettre une prise en compte globale et intégrée de notre objet d'étude.

- **Terrain d'étude**

L'aire d'étude retenue pour la mise en œuvre de cette recherche se situe dans le département du Gers situé au sud-ouest de la France. Son caractère éminemment agricole, tel que nous le verrons au cours du chapitre 1, le rend tout à fait

pertinent pour appréhender les interactions abeille – paysage. Au sein de cette aire d'étude, six sites échantillons ont été retenus comme l'indique la Figure 4.

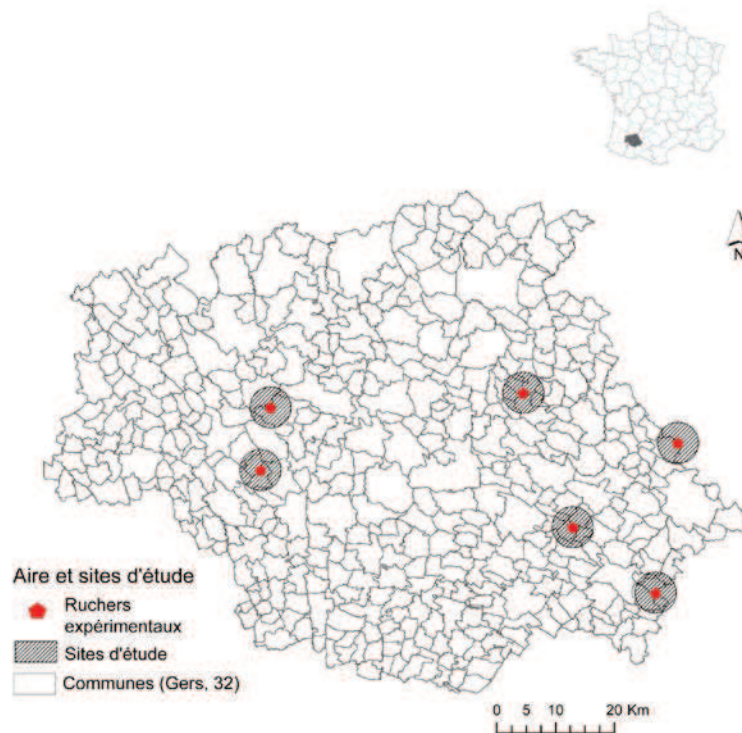


Figure 4 : Localisation de l'aire et des sites d'étude

• Déroulement du manuscrit

Afin de répondre aux objectifs énoncés, notre manuscrit s'organisera en trois parties.

La première partie comprend deux chapitres. Le premier sera consacré à la réalisation d'un état de l'art autour de la problématique abeille-paysage. Il permettra de faire un bilan des études développées autour de cette thématique, de préciser le cadre théorique d'analyse dans lequel s'inscrit notre approche et de présenter l'aire d'étude retenue. Le second chapitre consistera en une présentation détaillée des différentes phases de la chaîne méthodologique mise en place pour appréhender notre terrain d'étude et traiter les données collectées.

La deuxième partie exposera les résultats issus de l'analyse paysagère dans ses dimensions composites et structurelles. Un premier chapitre cherchera à caractériser la nature et la configuration spatiale des unités et sous-unités fonctionnelles observées au sein de chacune des mosaïques paysagères retenues.

Un second chapitre étudiera la disponibilité spatio-temporelle des ressources d'intérêt nectarifère et pollinifère en contexte paysager agricole gersois.

Enfin la troisième partie comprendra l'analyse des formes d'adaptation des colonies d'abeilles domestiques aux différents types de structures paysagères via l'étude des traits d'histoire de vie (THV). Un premier chapitre appréhendera les stratégies de butinage mises en œuvre tout au long de la saison. Un second nous permettra de caractériser la dynamique de développement des colonies.

Le croisement de l'analyse structurelle et composite du paysage avec l'étude des traits d'histoire de vie doit nous permettre d'apporter de nouveaux éléments de compréhension des interactions entre l'abeille et le paysage.

Partie 1 - Contexte, problématique et approche méthodologique



Introduction de la première partie

Héritages du passé « [...] les paysages [d'aujourd'hui] sont le résultat d'une histoire conjointe naturelle et humaine qui s'étend sur plusieurs milliers d'années » et qui se prolonge dans le présent (Burel et Baudry, 2006. 6. éd.). Les conditions abiotiques telles que le climat, la pédologie, la géologie ou encore les conditions biotiques liées à la dynamique de la végétation et aux actions de prédation, de reproduction et de maintien des populations animales, influencent la formation et l'évolution des paysages à différentes échelles spatio-temporelles (Barbault *et al.*, 2008a). Cependant les plus grands changements organisationnels observés au cours des deux derniers siècles en contexte paysager agricole semblent directement liés au processus d'anthropisation (Baessler et Klotz, 2006; Herzog *et al.*, 2006 ; Pacha et Petit, 2008). Les répercussions de ces changements sur l'agrobiodiversité bien qu'aujourd'hui visibles, restent encore difficiles à appréhender notamment en ce qui concerne les colonies d'abeilles domestiques de l'espèce *Apis mellifera* L. et dont notre recherche fait l'objet.

Afin d'approfondir cette thématique, la première partie de notre manuscrit se déroulera autour de deux chapitres.

Le premier aura pour objectif de fournir au lecteur des éléments de contexte lui permettant de mieux appréhender la problématique des interactions abeille domestique / paysage agricole. Il s'organise en trois points :

- Il s'agira tout d'abord d'établir un bilan des connaissances sur l'évolution récente des paysages agricoles et leurs répercussions sur l'agrobiodiversité à travers le cas de l'abeille domestique *Apis mellifera* L. ainsi que de positionner notre problématique de recherche au regard des travaux déjà effectués.
- Par la suite nous expliciterons le cadre théorique de notre recherche à travers la présentation du modèle d'analyse.
- Enfin, nous présenterons les spécificités de l'aire d'étude ou enveloppe géographique que constitue le département du Gers.

Le deuxième chapitre nous permettra de présenter l'approche méthodologique mise en œuvre pour répondre à la problématique posée. Celui-ci s'organise en quatre points :

- Nous présenterons tout d'abord les spécificités des sites d'expérimentation retenus pour l'étude.
- Par la suite, il s'agira de préciser la nature des données exogènes collectées.
- Puis nous ferons état de la nature et des méthodes mobilisées pour la collecte des données endogènes.
- Enfin, nous décrirons les méthodes de traitements statistiques et cartographiques appliquées aux bases de données précédemment collectées.

Chapitre 1 - Contexte, problématique et aire d'étude

Introduction

En Europe et en France, les premières traces liées à des pratiques agricoles remontent au néolithique soit à environ 6 000 ans avant J.-C. (Mazoyer et Roudart, 2002). Le développement de l'agriculture génère un déboisement progressif et l'émergence de paysages hétérogènes hébergeant d'avantage d'espèces que la forêt primaire. Les pelouses calcaires sont ainsi parmi les milieux les plus riches d'Europe Centrale (Wallis De Vries *et al.*, 2002). Jusqu'au XVIII^{ème} la forte dépendance de l'agriculture aux conditions naturelles du milieu contraint son développement et son expansion économique (Servolin, 1985). Des changements importants interviennent à partir du XVIII^{ème} notamment du fait de l'abandon de la jachère et du phénomène des enclosures⁶ (Regnault *et al.*, 2012). Le XIX^{ème} est marqué par l'avènement de nouvelles techniques culturales (fertilisants minéraux, développement du labour, etc.), (Flatrès *et al.*, 1997 ; Barbault *et al.*, 2008a) et une nouvelle répartition des zones cultivées, désormais concentrées en fond de vallées ou en zones de plaines et de coteaux peu accidentés (Désert, 1984 ; Bairoch, 1999 ; Regnault *et al.*, *op.cit.*).

La lente transformation des systèmes agraires et des paysages qui s'est produite jusqu'à la fin du XIX^{ème} n'a rien d'égal avec le bouleversement extrêmement rapide du XX^{ème} avec la mise en place de pratiques agricoles industrielles (Barbault *et al.*, *op. cit.*). Ces dernières se sont faites, comme nous le verrons, au dépend de l'agrobiodiversité et du maintien des services écosystémiques pourtant indispensables au fonctionnement de l'agriculture. Les populations de pollinisateurs parmi lesquelles les colonies d'abeilles domestiques sont aujourd'hui en phase de déclin (Van Engelsdorp et Meixner, 2010). L'ampleur des enjeux socio-économiques et environnementaux sous-jacents (Gallai *et al.*, 2009) nécessitent la recherche de compromis entre espaces de production et de conservation afin de permettre le maintien durable de l'agriculture et de l'agrobiodiversité. Cela implique la mobilisation d'une diversité d'approches

⁶ Ce phénomène est apparu au début du XIX^{ème} en Grande Bretagne. Il correspond à la mise en place de systèmes de clôtures autour des parcelles.

complémentaires dont est partie prenante la géographie et place la question paysagère au cœur des enjeux de recherche.

1.1. Paysages agricoles et abeille domestique : quelles interactions ? quels bilans ? quelles questions ?

S'intéresser aux interactions entre l'abeille et le paysage nécessite au préalable de rendre compte de l'ampleur des transformations paysagères agricoles apparues au cours des cinquante dernières années et de prendre la mesure des enjeux sous-jacents.

1.1.1. La transformation des paysages agricoles et les répercussions sur l'agrobiodiversité

1.1.1.1. Intensification de l'agriculture

La fin de la Seconde Guerre Mondiale laisse derrière elle une Europe ruinée. Le processus de modernisation et d'industrialisation rapide de l'agriculture est étroitement lié à la volonté d'augmenter la production afin de résoudre les problèmes de pénurie alimentaire (Néron, 2011). En France ce processus se traduit par une politique de modernisation des exploitations et d'intensification de la production. Il se généralise à partir des années 60 à travers deux lois de restructuration de l'agriculture : la loi d'orientation de 1960 (Loi n°60-808, 1960) et la loi complémentaire de 1962 (Loi n°62-933, 1962). Cette restructuration passe par la modification du statut de fermage, par l'émergence de l'exploitation familiale, la libération de terres, la réorganisation du parcellaire (remembrement), l'installation de jeunes agriculteurs et le départ des plus âgés ainsi que par la mise en place de grands projets régionaux (création de systèmes d'irrigation, assèchement de zones humides, drainage, reboisements en zone de montagne, etc), (Desriers, 2007 ; Barbault *et al.*, 2008a ; Coulomb, 1999; Néron *op.cit.*). Les pratiques agricoles évoluent concomitamment, ce qui se traduit par : l'usage croissant de produits phytosanitaires dont les pesticides organiques de synthèse, de nouveaux moyens mécaniques motorisés, l'usage de semences hybrides, la réduction du nombre de cultures, la simplification des assolements, des labours plus profonds etc. (Regnault *et al.*, 2012).

L'agriculture du XXI^{ème} se poursuit dans une perspective productiviste. De nouvelles variétés de plantes résistantes à certains herbicides et ravageurs des

cultures sont mises au point dont les PGM (Plantes Génétiquement Modifiées issues des biotechnologies et de la transgénèse) de même que certains produits phytosanitaires et molécules chimiques liées entre autre à la famille des néonicotinoides⁷ (les thianicotinyles : chlothianidine, thiaméthoxame ; et les chloronicotinyles : imidaclopride, etc.), (Burel *et al.*, 2008). Cette famille de molécules est pourtant aujourd'hui très contestée au vu de ses impacts sur les colonies d'abeilles domestiques (*Apis mellifera L.*), (Henry *et al.*, 2012). Le XXI^e est également marqué par une prise de conscience de la multifonctionnalité de l'agriculture et des externalités positives et négatives qu'elle génère sur l'environnement (Burel *et al.*, *op.cit.*).

Cette prise de conscience fait naître sous différentes formes, des stratégies de « verdissement » du système productif (Baldock et Hart, 2013 ; Annexe 2). La PAC (Politique Agricole Commune) instaure dès 2003 le principe de la conditionnalité des aides à l'échelle européenne. Les agriculteurs « ayant-droits » sont soumis au respect de mesures liées au 1^{er} pilier de la PAC, les BCAE⁸ ou Bonnes Conditions Agricoles et Environnementales et à certaines liées au 2nd pilier, les MAE⁹ Mesures Agro-Environnementales (futurs MAEC ou Mesures Agro-Environnementales et Climatiques dans la PAC 2014-2020), (Legrain, 2013, Lanquetuit *et al.*, 2013). En France la prise en compte de l'agriculture dans l'environnement se traduit par divers plans d'action tels que le « Plan Objectif Terre 2020 : pour un nouveau modèle agricole français¹⁰ » (MAP Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, février 2009) ; le « Plan Ecophyto 2018¹¹ » (MAP,

⁷ Les néonicotinoides sont une classe d'insecticides agissant sur le système nerveux central des insectes. Ils sont parmi les insecticides les plus utilisés à travers le monde.

⁸ Durant la période 2007-2013 les BCAE se déclinent en France en 7 mesures, dont 5 ont un intérêt potentiel en terme de maintien de la diversité des ressources trophiques. Ces mesures concernent la présence de bandes tampon le long des cours d'eau, la diversification des assolements, l'entretien minimal des terres, la gestion des surfaces en herbe et le maintien de particularités topographiques ou SET (Surfaces d'Equivalent Topographique) nommées SIE ou Surfaces d'Intérêt Écologique dans la PAC 2014-2020. L'ensemble de ces BCAE est maintenu pour la PAC 2014-2020. Trois d'entre elles ont été déplacées au sein d'un nouveau volet « paiement écologique ou Green payment » lié au 1er pilier. Concernant les MAE nombreuses sont celles ayant un intérêt environnemental important. L'essentiel d'entre elles est maintenu dans la PAC 2014-2020.

⁹ Les MAE ou Mesures Agro-Environnementales sont des mesures inscrites au sein du volet « Paiement écologique » du 2^e pilier de la PAC. Pour la période 2014-2020 les MAE deviennent des MAEC. Ces MAE ou MAEC consistent en un paiement agro-environnemental auprès des agriculteurs volontaires, pour les inciter à adopter des techniques d'exploitation et des niveaux de production ayant des effets positifs sur l'environnement.

¹⁰ Ce plan vise par diverses mesures, à mettre en place une agriculture durable.

¹¹ Ce plan vise à réduire la fréquence d'utilisation de produits phytosanitaires par deux, d'ici à 2018.

septembre 2008), ou encore le réseau « Trames Vertes et Bleues ou TVB¹² » (Décret n° 2012-1492 du 27 Décembre 2012).

Cependant, malgré la volonté politique de verdissement et de soutenabilité des systèmes de production agricole affichée, les externalités positives sur l'environnement et en particulier sur l'agrobiodiversité sont encore de faible portée (Aubertot *et al.*, 2005 ; Burel *et al.*, 2008).

En quelques décennies le modèle productiviste s'est imposé en France en Europe et dans la plupart des pays occidentaux comme norme sociale, économique et organisationnelle, fondé sur l'archétype du développement industriel. Ce modèle a abouti à l'autosuffisance alimentaire de nombreux pays européens, mais également une maîtrise des conditions de production par contrôle de l'environnement, se traduisant par une homogénéisation dans la conduite du parcellaire et dans la gestion des paysages agricoles (Coulomb, 1999 ; Desriers 2007). Certains pourfendeurs du processus de modernisation agricole tel Michel Debatisse caractérisent l'ensemble de ces changements, de « révolution silencieuse » (Barbault *et al.*, 2008a). Selon ces auteurs, « *ce mouvement et ces changements ont été largement accompagnés, si ce n'est induit par les systèmes d'aides de la PAC* » (Annexe 1)

1.1.1.2. Transformation des paysages agricoles

La résultante du processus d'intensification de l'agriculture est une homogénéisation des paysages et une diminution et fragmentation des espaces semi-naturels pérennes. Ces derniers étant définis selon Da Lage et Métailié (2000) comme « *des groupements ou des formations soumis aux actions humaines [...] dont la structure et les peuplements diffèrent peu de leur état naturel* ». Quatre facteurs principaux sont ici présentés :

- **Réorganisation du parcellaire**

¹² Le réseau de Trames Vertes et Bleues ou TVB consiste à enrayer la perte de biodiversité via la mise en place d'un maillage de corridors biologiques ou corridors écologiques permettant de relier les différents réservoirs de biodiversité. La connexion spatiale de différentes formes d'habitats (haies, bois, bosquets, ripisylves, etc...) doit faciliter le déplacement des espèces de l'échelle locale voire à européenne et permettre leur maintien et leur développement.

Le remembrement du parcellaire en vue de l'agrandissement des exploitations et le recul des prairies¹³ ont engendré une diminution drastique des espaces semi-naturels interstitiels dont les haies (Barbault *et al.*, *op.cit.*; Huyghe, 2007). Le linéaire de haies est passé de 2 millions de km au début du XX^{ème} à 1,2 millions en 1960 et 707 000 km en 2000 (Barbault *et al.*, *op.cit.*). Selon Bazin et Schumtz (1994), la France a perdu 600 000 km de haies entre la fin des années soixante et le début des années quatre-vingts, avec un rythme de destruction de 45 000 km par an (phase d'apogée). 15 millions d'hectares ont été remembrés depuis 1945 (Pointereau, 2001 ; Photo 1). Ce processus d'arasement a été important dans toute l'Europe, y compris aux Etats-Unis (Bazin et Schumtz, *op.cit.*). En France, un ralentissement s'opère après 1980 et atteint un rythme de 15 000 km par an. Toutefois, le changement du mode de répartition des aides de la PAC autrefois couplées à la production, découplées à partir de 1992 (dépendantes de la SAU des exploitations), engendre un regain d'activité en terme de suppression des haies et des lisières de champs (Gerster, 2012 ; Annexe 1).

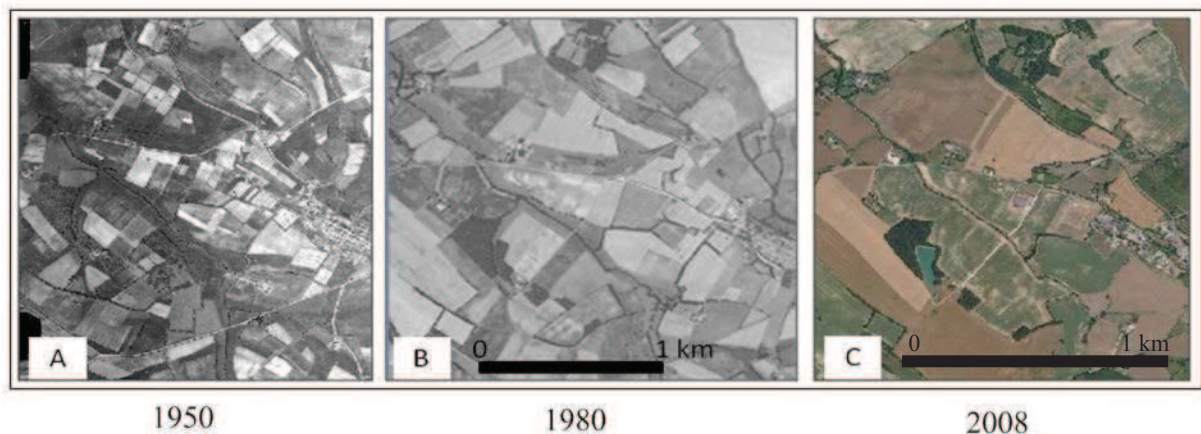


Photo 1: Impacts du remembrement agricole à l'échelle du paysage entre 1950 et 2008, commune de Puycasquier, département du Gers (32, France). (*Tiré de Guillerme et al., sous presse*).

L'ampleur des répercussions liées à la diminution des espaces semi-naturels interstitiels au sein des paysages agricoles a permis leur meilleure prise en compte dans les nouvelles politiques d'aménagement des territoires, à l'échelle

¹³ Les prairies étaient historiquement très liées aux éléments semi-naturels pérennes et interstitiels du paysage : haies, arbres isolés etc.

nationale et européenne via notamment la Convention Européenne du Paysage¹⁴, la Loi sur le développement des territoires ruraux¹⁵, les Lois Grenelle I & II¹⁶ du Grenelle de l'Environnement, les Surfaces d'Equivalent Topographiques¹⁷ (BCAE VII du 1^{er} pilier de la PAC), certaines MAE etc. Les améliorations apportées restent encore très limitées.

Parallèlement à l'arasement des espaces semi-naturels interstitiels, de grands projets de drainage et d'irrigation ont été développés afin de permettre la mise en culture de nouveaux espaces et de développer la production de maïs (Barbault *et al.*, 2008a). Les zones humides ont été particulièrement touchées, engendrant d'importantes modifications de la végétation.

- **Augmentation de la surface cultivée¹⁸**

En France, l'augmentation des surfaces mises en culture se fait au détriment des prairies permanentes¹⁹ (Barbault *et al.*, 2008a). Ces dernières perdent ainsi 6,6 millions d'hectares entre 1960 et 2006, soit 25 % de la SAU métropolitaine (Bonnet *et al.*, 2013). Cette tendance se poursuit encore aujourd'hui avec un recul de 6,3 % entre 2006 et 2010 (Pottier *et al.*, 2012 ; Bonnet *et al.*, *op.cit.*). À partir des années 50, les prairies temporaires sont privilégiées (Regnault *et al.*, 2012 ; Gerster, 2012). Le couvert végétal est simplifié. Il comporte généralement

¹⁴ La Convention Européenne du Paysage vise à encourager les autorités publiques à adopter aux niveaux local, régional, national et international des politiques et mesures de protections, de gestion et d'aménagement des paysages européens Décret n°2006-1643, 2006.

¹⁵ Par cette loi, (Loi n° 2005-157, 2005) l'aménagement du foncier est dès lors confié aux conseils généraux et devient un outil d'organisation de l'espace rural et non plus seulement d'aménagement du parcellaire agricole. Il intègre dorénavant différents enjeux : environnementaux, paysagers, agricoles, territoriaux, dans une logique de développement durable et permet le l'adoption d'une approche agro-paysagère intégrée (Bonneaud *et al.*, 2010).

¹⁶ Les lois Grenelle I (Loi n° 2009-967, 2009) et II (Loi n°2010-788, 2010) s'inscrivent dans le cadre du Grenelle de l'Environnement. Ce dernier constitue un ensemble de rencontres politiques dont l'objectif est de prendre des décisions à long terme en matière d'environnement et de développement durable notamment dans la perspective de restaurer la biodiversité par la mise en place de projets tels que le réseau Trames Vertes et Bleues, les Schémas Régionaux de Cohérence Écologique, etc.

¹⁷ Les SET futures SIE (ou Surfaces d'Intérêt Écologique dans la PAC 2014-2020) s'inscrivent au sein de la BCAE VII (Fiche BCAE VII, 2013). Elle vise à favoriser le maintien voir le retour d'espaces semi-naturels pérennes au sein des exploitations agricoles tels que les haies, les arbres isolés, les prairies permanentes, les bandes enherbées, les jachères, les alignements d'arbres, etc . En 2015 les SIE (anciennement SET) doivent recouvrir 5 % de la SAU des exploitations, et 7 % d'ici 2019.

¹⁸ Le terme cultivé renvoie ici à la mise en culture des parcelles autrefois occupées par une prairie ou une jachère.

¹⁹ Les prairies permanentes sont des prairies semées depuis plus de 6 ans, voire engazonnées naturellement. Elles peuvent être destinées à la pâture, à la fauche ou aux deux.

20 % de graminées (*Dactylis sp.*²⁰, *Festuca arundinacea.*, *Bromus sp.*), mais peut également n'être recouvert que d'une seule espèce²¹ (*Lolium multiflorum* ou *Lolium perenne*), (Agreste, 2010). À partir des années 70, le développement de l'ensilage²² lié à l'augmentation du cheptel français génère une expansion des surfaces de maïs. Celles-ci progressent de 82 % entre 1970 et 2000 (Barbault *et al.*, *op.cit.*). Parallèlement, le phénomène de substitution des protéines de luzerne par celles des tourteaux de soja (Huyghe, 2007) génère une forte réduction des surfaces de prairies artificielles²³ qui ne représentent alors plus que 3 % des surfaces prairiales métropolitaines en 2006 (Agreste, *op.cit.* ; Regnault *et al.*, *op.cit.*). Face à ce constat, la politique de verdissement de la PAC pour la période 2014-2020 tend à favoriser un retour des prairies via diverses mesures incitatives liées au second pilier (la MAE « systèmes herbagers²⁴ » du volet « Protection de l'Environnement » ; l'ICHN ou Indemnité Compensatoire au Handicap Naturel²⁵) voire obligatoires notamment pour ce qui relève des prairies permanentes (mesure de « Maintien des prairies permanentes²⁶ » 1^{er} pilier de la PAC, volet « Paiement Écologique »), (Legrain, 2013).

Les surfaces en jachères diminuent également. Alors qu'elles occupent 1,4 millions d'hectares de SAU en 1950, elles passent à 230 000 en 1990, à 1 148 000 en 2004 et enfin à 492 000 hectares en 2013 (Barbault *et al.*, 2008a ; Desriers, 2007 ; Agreste, 2013 ; Néron 2011). Ces fluctuations majeures sont étroitement corrélées aux orientations de la PAC (Annexe 1). Un retour significatif de la jachère ne semble d'ailleurs pas prévu pour la période 2014-2020. Les agriculteurs peuvent toutefois consacrer 10 % de la SAU de leurs

²⁰ Dactyle, Brome et Fétuque.

²¹ Ray-grass d'Italie ou ray-grass anglais

²² On parle alors de la « Révolution Blonde » (Regnault *et al.*, 2012).

²³ Les prairies artificielles sont des prairies entièrement semées, généralement de légumineuses.

²⁴ La MAE système herbager favorise pour une durée de 5 ans une conduite extensive des prairies et du système fourrage. (Legrain, 2013).

²⁵ L'ICHN est une aide versée à l'hectare, dans le cadre de la PAC qui vise à compenser les difficultés structurelles des exploitations agricoles situées en zone défavorisée pour y maintenir une activité économique. Les zones concernées se situent en haute montagne, en montagne, sur les piémonts, et en « zone défavorisée simple ». Cette mesure favorise le maintien voir le développement des pratiques d'élevages extensives et des prairies permanentes.

²⁶ Si le ratio Prairies Permanentes (PP) / Surface Agricole, diminue de plus de 5 % par rapport au ratio 2012, au niveau national, régional ou sous régional, les agriculteurs ayant retourné plus de 5 % de leurs pâturages sont obligés d'en réimplanter (Legrain, 2013).

exploitations à différents types de gels²⁷ (annuel, fixe, vert, spécifique, industriel). Ces derniers peuvent être pris en compte depuis 2011 dans le calcul des Surfaces d'Intérêts Écologiques ou SIE (ancienne SET, note 17, Annexe 3,) ou faire partie d'une stratégie de diversification des assolements obligatoire pour la période 2014-2020 (volet « Paiement Écologique », mesure de « Diversité des cultures²⁸ »), (Legrain, 2013 ; .Annexe 2).

- **Déprise agricole**

L'abandon des pratiques extensives traditionnelles et de certains espaces difficiles à cultiver engendre un recul important de la SAU métropolitaine. Elle occupait 72 % du territoire en 1950 contre 59 % aujourd'hui (Regnault *et al.*, 2012). Ce recul se fait au profit de la forêt qui passe de 20 % à 30 % du territoire (16,4 millions d'hectares) entre 1950 et aujourd'hui et de l'espace urbain²⁹ qui en occupe actuellement 14 % (Barbault *et al.*, *op.cit.*; IFN, 2013).

- **Spécialisation et évolution structurelle des exploitations agricoles**

L'apparition des engrais de synthèse et de la fertilisation azotée ont progressivement généré une dissociation entre espaces cultivés (Nord-Est et Aquitaine) et zones d'élevage (grand Ouest). Cette dissociation s'est traduite par une restructuration de l'espace agricole de l'échelle nationale à l'échelle locale (Barbault *et al.*, 2008a). La spécialisation des exploitations se caractérise par la prédominance de quelques grandes cultures de type COP (Céréales et Oléo-Protéagineux). Leur développement se fait au détriment des prairies et des zones humides. En 2000, les grandes cultures occupent 43 % de la SAU métropolitaine soit 2,5 millions d'hectares, contre 90 000 en 1960 (Pointereau et Bisault, 2007). Cette tendance se poursuit avec un taux de recouvrement de plus de 50 % de la

²⁷ Le gel « annuel » correspond à une surface gelée non productive qui entre dans le système de rotation des cultures ; le gel « fixe » correspond à des surfaces gelées non productives, pérennes, qui n'entrent pas dans le système de rotation des cultures ; le gel « vert » correspond à une surface ayant bénéficié d'un contrat au titre des mesures agro-environnementales prévues aux articles 22, 23 et 24 du règlement (CE) n° 1257/1999 ou à l'article 39 du règlement (CE) n° 1698/2005. Ces parcelles peuvent pour la durée de contrat, être déclarées en gel « vert », si elles satisfont toutes les conditions relatives aux parcelles gelées (le point 3.1 de la présente circulaire). Enfin le gel « spécifique » correspond à la jachère faune sauvage, apicole ou floristique (cf Circulaire du 9 Mai 2012_DGPAAT/SDEA/C2012-3043).

²⁸ Les exploitations de plus de 30 ha de terres labourables doivent disposer de plus de 3 cultures différentes. Aucune culture ne doit occuper plus de 75 % de la SAU. Pour les exploitations entre 10 et 30 ha, seules 2 cultures sont exigées (Legrain, 2013).

²⁹ Le pourcentage indiqué prend en compte les surfaces consacrées à la voirie.

SAU en 2010 (Agreste, 2012a). Les assolements sont simplifiés au point de tendre vers la monoculture et les rotations sont de courtes durées (Davaine, 2012 ; Figure 5). À l'heure actuelle, 7 classes de cultures recouvrent plus de 90 % de la sole³⁰ métropolitaine : le blé tendre, le blé dur, l'orge, et le maïs représentent 60 % (dont 17 % pour le maïs ou *Zea mays*) ; le colza (*Brassica napus*) et le tournesol (*Helianthus annuus*) 11 %, avec 2/3 de colza et 1/3 de tournesol et les prairies temporaires 19 % (Schaller, 2012). Les autres cultures ne représentent que 11 % (Schaller, 2012). Seules 4 classes recouvrent plus de 80 % de la sole totale. (Bonnet *et al.*, 2012 ; Schaller, *op.cit.*). Les cultures protéagineuses relativement intéressantes pour la production de pollen et de nectar (Davaine, *op.cit.*), sont peu diversifiées (on trouve essentiellement *Pisum sativum*³¹, *Vicia faba* et le genre *Lupinus*) et peu présentes dans les assolements. En 2010 elles recouvrent 396 605 hectares alors qu'elles en occupaient 558 055 en 1988 (Schaller, *op.cit.*). La politique de diversification des assolements affichée dans la nouvelle PAC ne préfigure guère de renversement significatif de la tendance (note 28).

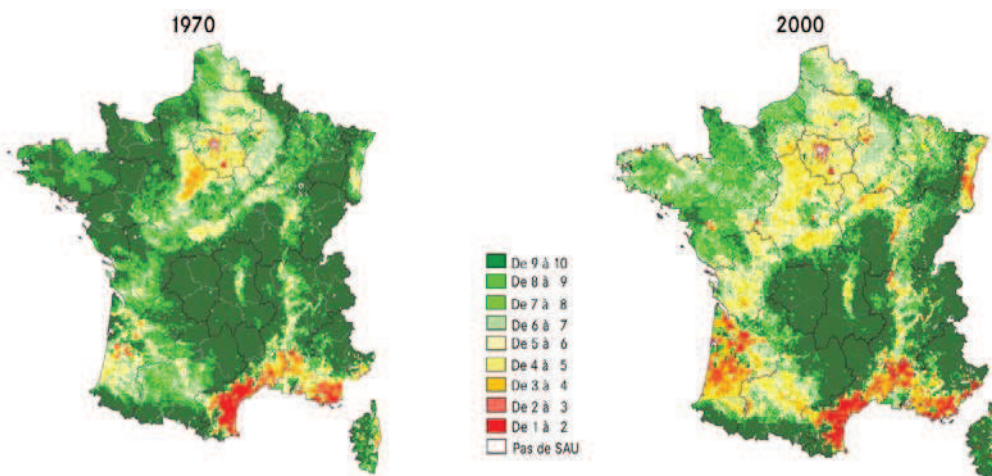


Figure 5 : Indicateur de la diversité des assolements par commune, en France, entre 1970 et 2000. (Données Agreste, recensements agricoles, méthode Solagro, tiré de Schaller 2012).

L'intensification du système de production agricole se traduit également par un processus d'agrandissement des exploitations. Alors que 80 % d'entre elles

³⁰ La sole cultivée par exploitation correspond à la SAU totale diminuée des surfaces en prairies permanentes et temporaires de plus de 5 ans, en cultures pérennes et pluriannuelles et en gel fixe. (Fiche BCAE III, 2013).

³¹ Pois protéagineux, féveroles et lupin.

comptaient moins de 20 hectares en 1955, un tiers des agriculteurs cultivent aujourd'hui plus de 80 % de la SAU métropolitaine (Pointereau & Bisault, 2007 ; Desriers, 2007). Ces tendances se confirment à travers le dernier recensement agricole (Agreste, 2012a).

1.1.1.3. Impacts sur l'agrobiodiversité

Bien que l'agriculture ait pu être à l'origine de la création de paysages riches en biodiversité (Cremene *et al.*, 2005, Le Féon, 2010), et bien qu'elle offre parfois des ressources trophiques³² abondantes, favorables à divers organismes, (Söderström *et al.*, 2001; Tschardt *et al.*, 2005b ; Decourtye *et al.*, 2010) les pratiques intensives développées à partir de la seconde moitié du XX^{ème} siècle sont souvent synonymes d'érosion voire de déclin de l'agrobiodiversité.

L'analyse des répercussions de l'agriculture sur l'agrobiodiversité varie selon l'échelle spatiale considérée. Burel *et al.* (2008) distinguent trois « niveaux » d'étude :

- la parcelle qui permet une analyse des répercussions sur la diversité intra-communautaire,
- l'approche inter-habitats qui questionne la diversité inter-communautaire,
- l'échelle paysagère voire régionale qui correspond à une échelle globale d'analyse prenant en considération la diversité totale.

Cette approche « multi-scalaire » permet selon Willis *et al.* (2002) de dissocier et distinguer les différents facteurs d'influence de l'agrobiodiversité.

La majorité des études menées à ce jour considère essentiellement deux niveaux que sont la parcelle et le paysage. Ces derniers sont soumis à des processus décisionnels distincts, individuels (pour l'échelle inférieure ou parcellaire) et collective, régionale, nationale, etc. (pour l'échelle supérieure ou paysagère), (Benton *et al.*, 2003). Les répercussions de l'agriculture sur l'agrobiodiversité se traduisent donc de différentes manières et à différentes échelles (Burel *et al.*, *op.cit.*).

³² La ressource trophique désigne la ressource alimentaire. Dans le cadre de notre manuscrit nous avons choisi d'employer la notion de ressource trophique comme synonyme de ressource floristique pollinifère et nectarifère.

- **À l'échelle de la parcelle**

- La pratique du labour profond réduit la présence des adventices dont les messicoles (Janson *et al.*, 2004), détruit une partie de la macrofaune du sol et peut modifier la structure des communautés liées à la microfaune et à la mésofaune (Frouz, 1999 ; McLaughlin et Mineau, 1995).
- L'usage des pesticides (insecticides, herbicides, fongicides) a des effets délétères sur les plantes (dont les méssicoles), les arthropodes et certains organismes des maillons supérieurs de la chaîne trophique. Les services écologiques de régulation, tels que le contrôle des ravageurs par les auxiliaires ou la pollinisation peuvent être fortement diminués (Duffield, 1991 ; Cross *et al.*, 1999). Les bordures de parcelles sont également impactées.
- L'emploi d'OGM accroît l'usage d'herbicides non sélectifs impactant la ressource trophique (réduction des adventices) de certaines populations (Heard *et al.*, 2005). D'autres effets potentiels restent mal connus : les répercussions des changements de pratiques induites, l'impact des variétés productrices de toxines de la bactérie *Bacillus Turagiensis* (toxines BT), la possibilité de transfert de gènes etc, (Malone et Pham-Delègue, 2001 ; Zangerl *et al.*, 2001).
- La fertilisation minérale induit une diminution de la diversité et de la richesse spécifique³³ des plantes et de certains organismes au sein des parcelles ainsi que dans les milieux adjacents non cultivés (Makeschin, 1997 ; Jauzein, 2001). Ces répercussions peuvent modifier la chaîne trophique.
- La simplification des rotations favorise l'usage de pesticides et épuise les sols. Elle est considérée comme un des facteurs responsable du sévère déclin de la biodiversité en Europe (Ewald et Aebischer, 2000).

³³ La richesse spécifique désigne le nombre des espèces recensées dans un groupe taxonomique donné (Burel et al., 2008).

- Le drainage impacte les organismes inféodés aux milieux humides (Meerts, 1993). L'irrigation amoindrit la diversité végétale et impacte fortement la faune du sol (Curry et Good, 1992)
- Les effets du pâturage varient selon son intensité (Cingolani *et al.*, 2005). En excès, cela peut avoir un effet négatif sur la richesse spécifique de certains organismes (végétaux, arthropodes, etc.). Modéré, cela peut favoriser la richesse notamment des plantes, de même que l'abondance de certains organismes du sol (Pykälä, 2004).
- La fauche est plus favorable à la richesse spécifique et à l'abondance des organismes que le pâturage (Fischer *et al.*, 2002). Toutefois précoce, elle peut porter préjudice à la disponibilité des ressources trophiques (flore pollinifère et nectarifère, etc.) de certaines espèces, de même qu'au processus de nidification (Kolliker *et al.*, 1998).
- La jachère favorise le développement d'une flore adventice déjà présente dans les sols mais ne permet pas l'essor d'une biodiversité végétale nouvelle (méssicoles rares, etc.), (Gasquez, 1994). La jachère spontanée présente des ressources intéressantes pour les arthropodes (pollen, nectar, etc.), (Deny et Tscharntke, 2002), la jachère « fleurie » favorise l'entomofaune (bien que de façon limitée), (Decourtye *et al.*, 2007), enfin la jachère « environnement faune sauvage » peut favoriser la richesse faunistique selon le type de couvert végétal implanté (Wartelle, 2002).
- La déprise agricole liée aux parcelles cultivées entraîne une augmentation de la richesse spécifique pour la majorité des groupes d'organismes (Inouye *et al.*, 1987). L'abandon de prairies génère à l'inverse une diminution de cette richesse notamment parmi les végétaux (Fréléchoux *et al.*, 2007). Le développement des ligneux accentue la tendance pour ces derniers, mais favorise l'augmentation de la densité des communautés d'oiseaux (Blondel *et al.*, 1988).

- **A l'échelle du paysage**

Le processus d'intensification de l'agriculture a engendré de nouvelles formes d'organisation spatiales des paysages dont les répercussions sur

l'agrobiodiversité sont aujourd'hui largement étudiées (Andr  n, 1994 ; Le C  ur *et al.*, 2002).

La fragmentation des espaces semi-naturels a g  n  r   : un affaiblissement de la qualit   et de la quantit   totale d'habitats favorables au repos,    la nidification,    l'alimentation,    la migration et    la reproduction ; leur isolement dans l'espace (Reidesma *et al.*, 2006 ; Mild  n *et al.*, 2006).

Les r  percussions sur l'agrobiodiversit   sont globalement n  gatives, en particulier pour la v  g  tation. Elles se traduisent par une diminution de la richesse sp  cifique de la plupart des groupes taxonomiques (Chust *et al.*, 2003a, 2003b ; Luoto *et al.*, 2003). Ce constat varie toutefois selon la capacit   de d  placement des esp  ces, leurs besoins en « types de milieux » (Tscharntke *et al.*, 2005a), y compris selon la qualit  , densit  , surface et connectivit   des fragments semi-naturels disponibles au sein de la matrice³⁴ paysag  re (Dauber *et al.*, 2006 ; Krauss *et al.*, 2004 ; Van Buskirk et Willi, 2004). D'apr  s Flather et Bevers 2002 les effets induits par la fragmentation, sur l'agrobiodiversit  , ne sont perceptibles que si la pr  sence d'habitats favorables est inf  rieure    un seuil de l'ordre de 20    30 %. En d     la connectivit   peut potentiellement pallier les effets n  gatifs de cette fragmentation (Fahrig et Merriam, 1985). Le pourcentage de recouvrement des   l  ments semi-naturels p  rennes reste cependant un param  tre plus important pour le maintien de l'agrobiodiversit   que le degr   de connectivit  . La configuration spatiale de ces   l  ments, leur taille et leur forme sont d'autant plus importants que leur disponibilit   se r  duit (Tscharntke *et al.*, 2002). Pour qu'un espace semi-naturel soit favorable    la biodiversit  , plusieurs param  tres d'influence doivent   tre consid  r  s tels que le mode de gestion associ      ce dernier, l'utilisation des parcelles adjacentes, le syst  me de production et la structure paysag  re (Le C  ur *et al.*, 2002).

- Le processus d'homog  n  sation des paysages est   galement un facteur d'influence important sur l'agrobiodiversit   (Purtauf *et al.*, 2005 ; Weibull

³⁴ La notion de matrice mobilis  e dans ce manuscrit d  signe l'ensemble des   l  ments qui composent le paysage quelle qu'en soit leur nature ou leur fonction contrairement    l'  cologie du paysage pour laquelle la matrice d  signe d'avantage l'espace ne constituant pas l'habitat de l'esp  ce   tudi  e.

et Ostman, 2003 ; Eggleton *et al.*, 2005). Il est issu de deux pratiques opposées: l'intensification de l'agriculture synonyme d'ouverture des paysages, ou à contrario l'abandon des terres synonyme d'une fermeture progressive. Dans les deux cas, l'homogénéisation induit une simplification de la structure et de la composition de l'espace de la parcelle au paysage qui affecte négativement la diversité spécifique, les processus écologiques, la composition des communautés et la dynamique des populations (Benton *et al.*, 2003 ; Van Buskirk et Willi, *op.cit.* ; Aviron *et al.*, 2005 ; Adrèn 1994). Les espèces spécialistes (qui ne peuvent se développer que dans des conditions environnementales bien spécifiques) sont plus sensibles à des modifications intervenant à des échelles spatiales fines (parcelle) contrairement aux espèces généralistes telles que les colonies d'abeilles domestiques, plus sensibles aux changements à de larges échelles (le paysage), (Burel *et al.*, 2008). Une augmentation de l'hétérogénéité de la structure paysagère peut compenser en partie les effets des pratiques agricoles intensives sur les espèces mobiles (Burel *et al.*, 2008). À l'inverse les espèces peu mobiles dépendent d'un seuil d'hétérogénéité du paysage en deçà duquel des modifications du système de production sont nécessaires pour favoriser la biodiversité (Roschewitz *et al.*, 2005). L'hétérogénéité a donc un effet globalement positif sur la biodiversité et permet l'augmentation de la richesse et de la diversité spécifique pour une majorité de groupes d'animaux et de plantes ainsi qu'une meilleure répartition spatiale des ressources (Freemark *et al.*, 2002 ; Herzon et O'Hara, 2007). Cette hétérogénéité favorise également le développement de la biodiversité fonctionnelle nécessaire au maintien des services écosystémiques et ainsi l'équilibre et le fonctionnement des écosystèmes et des paysages (Bianchi *et al.*, 2006 ; Barbault, 2008b).

Par conséquent, l'intensification des pratiques agricoles (intrants, fauche, labour, etc.), la nature des systèmes de production (conventionnels versus biologiques), l'homogénéisation des paysages, la fragmentation et la diminution des espaces semi-naturels pérennes agissent de manière simultanée entraînant une importante érosion de l'agrobiodiversité (Schweiger *et al.*, 2005 ; Hendrickx *et al.*, 2007).

1.1.2. L'abeille domestique (*Apis mellifera* L.), un cas d'étude

1.1.2.1. Le déclin des abeilles dans le monde

- L'abeille domestique (*Apis mellifera* L.)

L'abeille domestique *Apis mellifera* L. de la super famille des Apoidea et de l'ordre des Hyménoptères (Figure 6), s'impose comme un élément clé de voûte de l'agrobiodiversité. Parmi les différents types de pollinisateurs semi-domestiqués, elle est la plus utilisée à l'échelle internationale (72,6 millions de colonies en 2007) du fait de sa grande capacité d'adaptation aux différents contextes biogéographiques (Van Engelsdorp *et al.*, 2010).

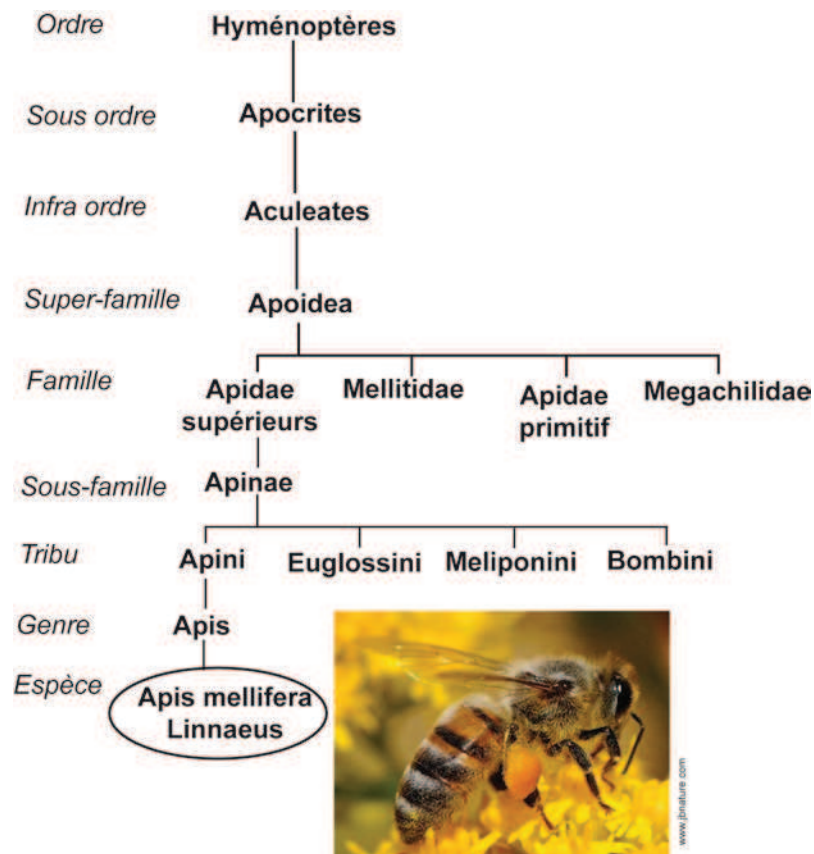


Figure 6 : *Apis mellifera* L dans la classification systématique (modifié d'après Clément *et al.*, 2011).

Cette abeille connaît un fort déclin depuis les années 2000 dans de nombreuses parties du monde : Moyen Orient (Haddad *et al.*, 2009 ; Soroker *et al.*, 2011), Japon (Gutierrez, 2009), Europe (Crailsheim *et al.*, 2009), États-Unis (Van Engelsdorp *et al.*, *op.cit.* ; FAO, 2009). Entre 1961 et 2007 le nombre de colonies utilisé en Europe a régressé de 26,5 % et de 49,5 % en Amérique du Nord.

Aux États-Unis, ce nombre est passé de 5,9 millions en 1947 à 2,3 millions en 2008, observant une chute de près de 61 % (Van Engelsdorp *et al.*, *op.cit.* ; FAO, 2009). Des pics de pertes ont été observés durant les phases d'hivernage de 2006-2007 et 2007-2008, atteignant respectivement 32 et 36 % du cheptel « étatsunien » (Van Engelsdorp *et al.*, 2007 ; 2008). Au vu de son ampleur, ce phénomène a été caractérisé de Syndrome d'Effondrement des Colonies ou CCD, *Colony Collaps Disorder* (Watanabe, 2008 ; Oldroyd, 2007). Il correspond à un départ subit d'une majeure partie de la population ouvrière (phénomène de dépopulation), malgré la présence de ressources alimentaires et l'absence ou faible pression parasitaire (Oldroyd, *op.cit.*).

En Europe le nombre des colonies est passé de 21 millions en 1970 à 15,5 millions en 2007 (FAO, 2009). Entre 1985 et 2005, les pertes ont atteint en moyenne un taux de 16 % pour 18 pays Européens (Potts *et al.*, 2010a ; Figure 7). Potts *et al.* (2010a) notent toutefois des variations régionales importantes (Figure 7). Les augmentations observées dans les pays méditerranéens et scandinaves s'expliquent par un développement de l'activité.

Malgré cette dernière tendance, une nette accélération des pertes est constatée à partir de 1990 (Chagnon, 2008). En France, en sortie d'hivernage, ces pertes représentent en moyenne 20 % du cheptel d'un apiculteur, mais atteignent de plus en plus fréquemment un taux de 30 % (Gersyer, 2012). La norme étant initialement située aux alentours de 10 % (Gersyer, 2012).

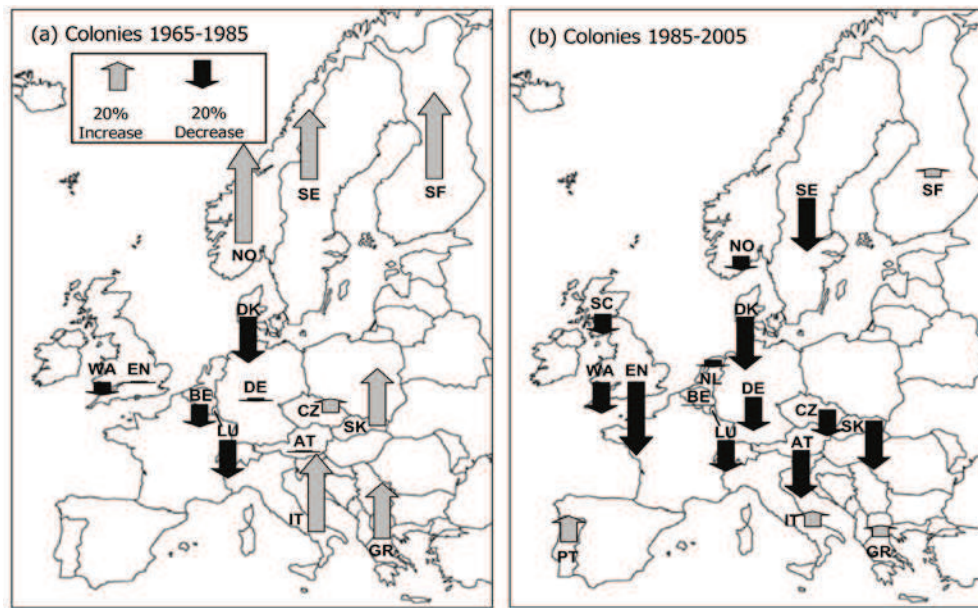


Figure 7 : Évolution du nombre de colonies dans 18 pays européens entre 1965-1985 (a) et 1985-2005 (tiré de Potts et al., 2010a). Les flèches grises indiquent les pays qui connaissent une augmentation du nombre de colonies. En noir, ceux affichant des pertes.

• Les pollinisateurs sauvages

Le déclin des populations de pollinisateurs sauvages (abeilles, syrphes, bourdons, papillons, etc.), bien qu'encore hypothétique dans les années 90 car plus difficile à évaluer, tend à se confirmer (Buchman *et al.*, Nabhan, 1996 ; Allen-Wardell *et al.*, 1998). Ainsi, via une analyse diachronique menée en Grande Bretagne et aux Pays-Bas avant et après 1980, Biesmeijer *et al.* (2006) ont observé une diminution de la richesse spécifique des abeilles sauvages respectivement sur 52 % et 67 % des points d'échantillonnage. Ils ont également constaté que les abeilles spécialistes d'un type d'habitat, oligolectiques et univoltines³⁵ étaient concernées en priorité (Biesmeijer *et al.*, 2006). Selon Williams et Osborne (2009), les bourdons sont également concernés. Ainsi 11 des 17 espèces (non parasites) recensées en Grande Bretagne ont connu une réduction de leur aire de répartition au cours du 20^e siècle (Le Féon, 2010). Aux États-Unis, Grixti *et al.* (2009) notent une régression du nombre d'espèces de bourdons à partir des années 50. La situation est d'avantage contrastée pour d'autres telles

³⁵ Espèces dont le cycle de vie ne comporte qu'une seule génération d'individus par an.

que les syrphes qui connaissent un recul moins important (Biesmeijer *et al.*, *op.cit.*).

Le déclin des populations de pollinisateurs sauvages, observé aussi bien en Europe qu'en Amérique du Nord, l'est également dans l'Est Asiatique (Oldroyd et Nanork, 2009).

Le processus d'effondrement de ces populations sauvages ou domestiques est d'ampleur internationale.

- **Prise de conscience du rôle stratégique des abeilles**

La prise de conscience de leur rôle stratégique se traduit par l'émergence d'une pluralité d'initiatives de l'échelle locale à l'échelle globale. Quelques exemples permettent ce constat...

La mise en place de l'association internationale COLOSS³⁶ (COLony LOSSes) à partir de 2012, facilite la structuration des recherches menées sur les causes de mortalités des abeilles domestiques et sauvages. Celle-ci s'appuie sur un réseau de professionnels (agronomes, vétérinaires), de scientifiques, de gouvernements, etc. D'autres associations du même ordre existent telles que l'IBRA³⁷ (International Bee Research Association).

À l'échelle européenne, l'Autorité de Sécurité des Aliments ou EFSA³⁸ tente de contribuer à la surveillance et à la sécurité sanitaire des colonies d'abeilles domestiques via la compilation d'études et de rapports et la mise en place d'un réseau de surveillance européen. Le rapport intitulé « *Bee mortality and Bee surveillance in Europe* » (EFSA, 2008) a ainsi permis l'émergence d'un Laboratoire de Référence européen (LR) pour un suivi des mortalités et un système de surveillance sanitaire des colonies à l'échelle de l'Union (Chauzat, 2013).

À l'échelle nationale, pour ne citer que le cas de la France, le rapport Saddier paru en 2008, s'inscrit dans une réflexion sur la durabilité de l'apiculture. Celui-

³⁶ <http://www.coloss.org/coloss>

³⁷ <http://www.ibra.org.uk/>

³⁸ <http://www.efsa.europa.eu/fr/topics/topic/beehealth.htm>

ci a permis d'établir un bilan de l'état de la filière apicole française et du déclin des pollinisateurs sauvages et domestiques (Saddier, 2008). Différentes préconisations et orientations ont émergé de ce rapport dont la mise en place en 2009 de l'ITSAP (Institut Technique et Scientifique de l'Apiculture et de la Pollinisation). Cet institut ayant pour vocation la coordination au niveau national, des travaux de recherche et d'expérimentation menés en apiculture. Dans la continuité du rapport Saddier, un « Plan de développement durable de l'apiculture » a été publié en 2012 (Gerster, 2012). Il a été établi pour la période 2013-2015. Il vise à développer et structurer la filière apicole, à approfondir les connaissances scientifiques sur l'approche multifactorielle des causes de mortalité, etc. (Gerster, 2012). Parallèlement se met en place à partir de 2012 un réseau d'épidémio-surveillance apicole national orchestré par la DGAI (Direction Générale de l'Alimentation), les DDSV (Directions Départementales des Services Vétérinaires), l'ANSES (Agence Nationale de Sécurité Sanitaire, de l'Alimentation, de l'Environnement et du Travail), et la FNOSAD (Fédération Nationale des Organisations Sanitaires Apicoles Départementales).

L'émergence rapide de nombreuses initiatives en faveur de la surveillance des populations de pollinisateurs sauvages et domestiques traduit bel et bien l'ampleur des préoccupations et des enjeux qui leurs sont associés.

1.1.2.2. Des enjeux économiques et environnementaux importants

Le déclin des pollinisateurs pose en effet de nombreuses questions quant au devenir des filières apicoles, agricoles et de l'agrobiodiversité.

- **La pollinisation**

L'impact de ce phénomène sur la production des denrées agricoles est de mieux en mieux connu. Le service de pollinisation, essentiel en agriculture, consiste en un transfert de pollen depuis l'anthère d'une fleur jusqu'au stigmate de cette celle-ci voire d'une autre fleur (Figure 8). Celui-ci constitue une première étape dans le processus de fécondation (Pouvreau, 2004). Différents agents peuvent être responsables de ce transfert, parmi lesquels les invertébrés et en particulier les insectes (pollinisation entomophile) (Pouvreau, 2004).

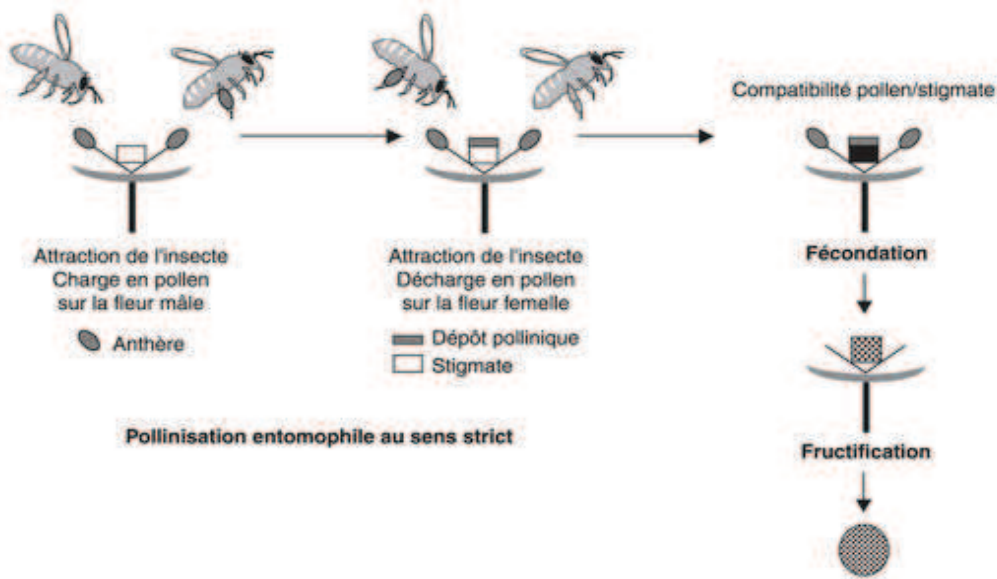


Figure 8 : Processus de pollinisation entomophile (tiré de Boissy *et al.*, 2009)

Les insectes comptent de nombreuses espèces floricoles, mais seules quelques-unes assurent ce « service » (Le Féon, 2010 ; Fenster *et al.*, 2004) parmi lesquelles les abeilles de la super-famille des Apoïdes *Apoidea* (Figure 6). À l'échelle mondiale ces dernières sont considérées comme les principaux agents pollinisateurs, du fait de leurs caractéristiques morphologiques et comportementales (Danforth, 2006). Leur efficacité pollinisatrice est liée à plusieurs paramètres tels que (1) les poils branchus qui facilitent la fixation et le transport des grains de pollen ; (2) le régime alimentaire quasi exclusivement dépendant des ressources floristiques ; et (3) le comportement de butinage qui les rend spécialistes d'une espèce florale au cours d'un voire de plusieurs voyages et favorise ainsi le dépôt de pollen conspécifique (Pouvreau, 2004 ; Michener, 2007 ; Le Féon, 2010).

Parmi la diversité d'espèces que compte la super-famille des Apoïdes, l'abeille domestique présente le meilleur rendement pour la pollinisation des grandes cultures (McGregor, 1976 ; Delaplane et Mayer, 2000) du fait du nombre conséquent d'individus que comptabilise une colonie - entre 10 000 et 40 000 selon la période de l'année - dont 1/3 sont des butineuses (Seeley, 1985 ; Van Engelsdorp *et al.*, 2010). Toutefois, les importants taux de mortalités observés parmi les populations de pollinisateurs sauvages et domestiques posent la

question de la durabilité de ce service et des répercussions économiques et environnementales possibles.

- **Des répercussions économiques**

Le cas de la filière agricole

Certains secteurs de l'agriculture (arboriculture, grandes cultures : oléagineux, certains protéagineux, etc.), sont étroitement dépendants du service lié à la pollinisation entomophile. L'abeille domestique est par exemple utilisée massivement aux États-Unis. Chaque année, plus de 50 % des ruches du pays sont acheminées en Californie pour polliniser les cultures d'amandiers (Ratnieks & Carreck, 2010). En Europe 84 % soit plus de 150 espèces végétales cultivées dépendent directement des insectes pollinisateurs (Williams, 1994). Selon Klein *et al.* (2007), à l'échelle internationale, 70 % soit 87 des 124 cultures directement utilisées pour la consommation humaine (FAO, 2005), dépendent des pollinisateurs pour produire et ou améliorer leur production. Ce niveau de dépendance (rendement, taille des fruits et des graines, qualité) varie selon le type de culture (Corbet *et al.*, 1991 ; Figure 9).

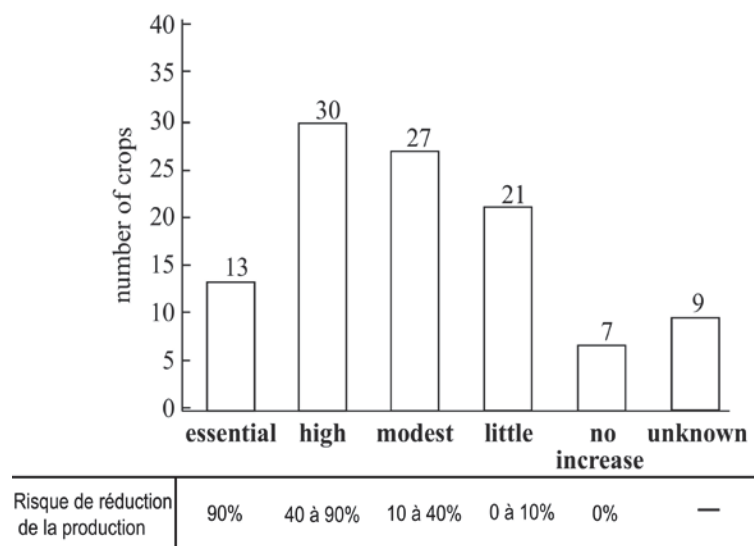


Figure 9 : Niveau de dépendance des cultures vis-à-vis du service de pollinisation (*modifié de Klein et al., 2007*)

Parmi les 43 plantes pour lesquelles la pollinisation animale est indispensable (« *essential* » et « *high* », Figure 9), on trouve majoritairement les arbres fruitiers des climats tropicaux ou tempérés ainsi que diverses plantes aromatiques (Le

Féon, 2010). L'ampleur économique de ce service a été estimée par de nombreux chercheurs. Selon Gallai *et al.* (2009) la pollinisation représente à l'échelle internationale et pour la seule année 2005, 153 milliards d'euros pour les cultures destinées à l'alimentation humaine, soit 9,5 % de la valeur totale de la production agricole mondiale. À l'échelle européenne elle équivaut à 14,2 milliards d'euros et à 14,4 milliards pour l'Amérique du Nord (Mexique exclu), (Gallai *et al.*, 2009).

Dans le monde, les surfaces cultivées dépendantes de la pollinisation ont fortement accru entre 1961 et 2006 (de 300 %, à 50 % dans les « pays développés » et 62 % dans les « pays en développement ») dépassant de loin l'augmentation progressive du nombre de colonies, et générant selon les régions une pénurie en termes d'offre pour ce service (Aizen et Harder, 2009 ; Aizen *et al.*, 2008, Figure 10). Cette expansion s'explique par le développement généralisé des grandes cultures (oléagineuses, protéagineuses, etc.) à destination de la consommation humaine et plus récemment par l'essor de la production d'éthanol (Elobeid, 2007).

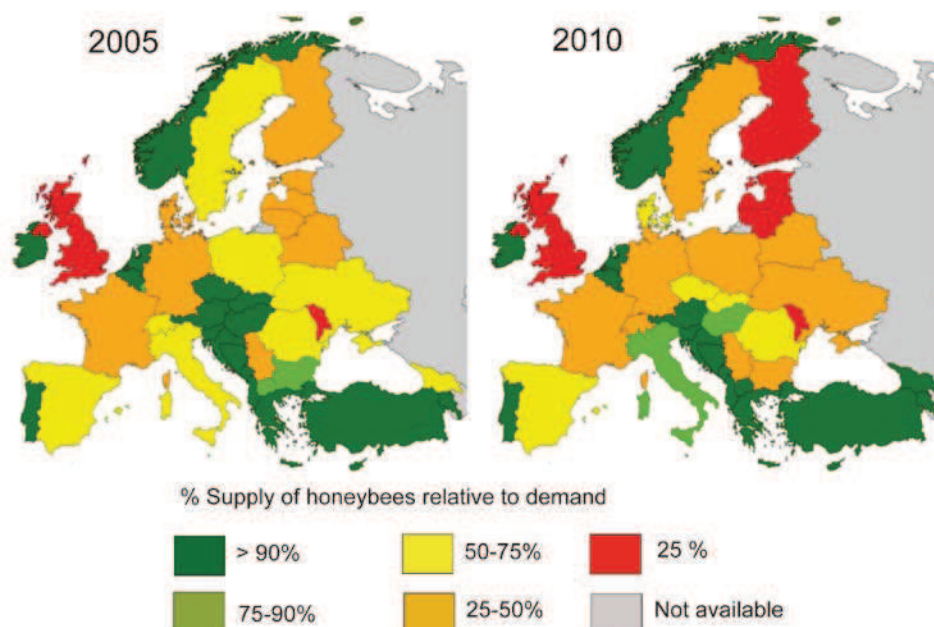


Figure 10 : Évolution de l'offre disponible pour le service de pollinisation en Europe de l'Ouest entre 2005 et 2010 face à la demande (*tiré de Breeze et al., 2014*).

La perte de l'ensemble des pollinisateurs pourrait donc réduire la production agricole mondiale d'environ 8 % et avoir à terme de sérieux effets sur la sécurité alimentaire (Van Engelsdorp *et al.*, 2010). Toutefois, ce risque est à relativiser quand on sait que la majeure partie des calories mobilisées pour l'alimentation humaine provient de cultures non dépendantes de la pollinisation (Van Engelsdorp *et al.*, 2010).

Le cas de la filière apicole

La filière apicole est également concernée. Elle est étroitement dépendante de quelques pollinisateurs domestiques dont *Apis mellifera L.*, pour la production de miel, de pollen, de propolis, de gelée royale et autres produits de la ruche. Les enjeux économiques sont importants.

En 2007, la production mondiale de miel a atteint 1,07 millions de tonnes soit 916,1 millions d'euros (FAO, 2009).

À l'échelle française, selon l'audit économique commandité par FranceAgriMer en 2011, cette filière représentait en 2010 un chiffre d'affaire de 133,4 millions d'euros (FranceAgriMer, 2012, Tableau 1). Son potentiel économique n'est donc pas négligeable. Pourtant, le nombre d'apiculteurs ne cesse de réduire. Entre 1994 et 2010 celui-ci a régressé de 50 % et ne représente plus en métropole que 41 836 individus avec un faible taux de professionnels (Tableau 2). Le nombre de ruches suit également cette tendance avec une régression de 21 % sur la période 1994-2010, atteignant en 2010 un total de 1,07 millions (Tableau 2). Cette tendance se confirme pour la production de miel, qui connaît une baisse de 28 % entre 2004 et 2010 et ne représente plus en 2010 que 18.326 tonnes en 2010 (FranceAgriMer, 2012, Tableau 2).

Poids économique de la filière apicole française en millions d'euros	
Produits de la ruche	121,1
Produits transformés	4,1
Produits d'élevage	5,2
Pollinisation	3,04
Total	133,44

Tableau 1 : Poids économique de la filière apicole française en millions d'euros (tiré de FranceAgriMer, 2012). Les données indiquées concernent uniquement la France métropolitaine.

La baisse de la production de miel liée au déclin des pollinisateurs et à l'abandon de producteurs découragés, réduisent les possibilités d'auto approvisionnement à l'échelle nationale (Gerster, 2012). Entre 2004 et 2010, celui-ci est ainsi passé de 64 % à 48 %. La production actuelle connaît un déficit de 24 000 tonnes (FranceAgriMer, *op.cit.*).

Nature de l'activité apicole	Apiculteurs		Ruches		Production de miel	
	%	Nombre	%	Nombre	%	Tonnes
Apiculture familiale (1 à 30 ruches)	91	37326	27	294206	20	3495
Pluriactifs (31 à 150 ruches)	5	2085	18	195487	18	3227
Professionnels apicoles (> 150 ruches)	4	1633	54	584525	63	11604
Total	100	41044	100	1074218	100	18326

Tableau 2 : Profil de l'apiculture française en 2010 (tiré de FranceAgriMer, *op.cit.*). Les données indiquées concernent uniquement la France métropolitaine.

Les enjeux socio-économiques liés au déclin des pollinisateurs sont de première importance pour les filières apicoles et agricoles et nécessitent une réponse scientifique et politique de l'échelle nationale à l'échelle internationale. Les enjeux environnementaux posent également question...

- **Des répercussions environnementales**

Environ 80 % des plantes sauvages sont directement dépendantes de la pollinisation par les insectes pour la production de fruits et de graines (Ashman *et al.*, 2004). En retour une majorité d'insectes dépendent des ressources floristiques pour leur alimentation et leur reproduction (Pouvreau, 2004). Ces interactions plantes-insectes qualifiées de « mutualistes », s'organisent à l'échelle des communautés d'espèces en réseaux structurés et asymétriques (Bascompte *et al.*, 2003 ; Dajoz *et al.*, 2006 ; Bascompte *et al.*, 2006, Figure 11).

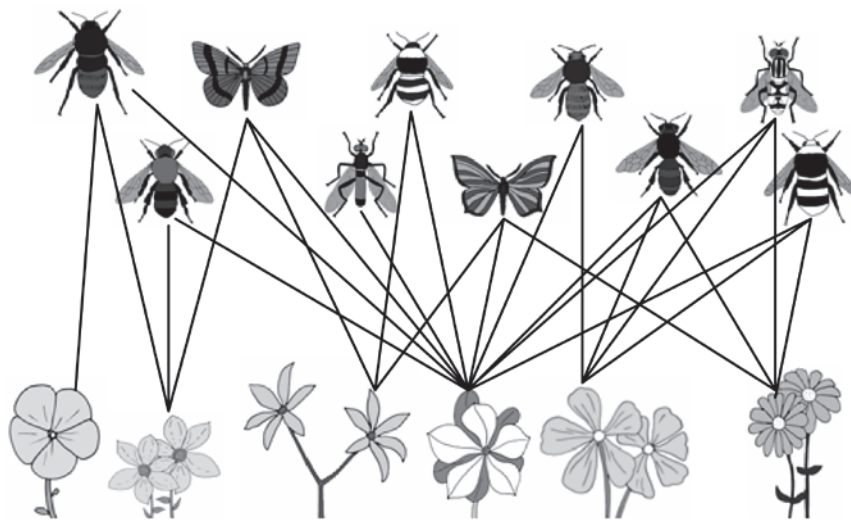


Figure 11 : Illustration du réseau d'interactions mutualistes plantes-insectes (*tiré de Dajoz et al., 2006*)

Les pollinisateurs spécialistes interagissent essentiellement avec des plantes généralistes³⁹ et les plantes spécialistes avec des pollinisateurs généralistes (Bascompte *et al.*, 2003). Selon Waser *et al.* (1996), la majorité de ces interactions sont de type généralistes, faisant appel à une large diversité d'insectes et ou de ressources floristiques. La redondance de pollinisateurs pour une même plante ou communauté de plantes permet de tempérer la perte de diversité et l'abondance de celles-ci (Memmott *et al.*, 2004 ; Fontaine *et al.*, 2006).

³⁹ Une espèce végétale généraliste dispose d'une forte amplitude écologique et peut donc s'adapter dans un grand nombre de milieux. Un pollinisateur généraliste mobilise une diversité d'espèce pour se nourrir.

Les espèces généralistes (plantes et pollinisateurs) moins vulnérables aux perturbations que les spécialistes, jouent un rôle central dans le maintien des réseaux d'interactions mutualistes (Biesmeijer *et al.*, 2006; Figure 11). L'érosion des populations de pollinisateurs parmi lesquels des super-généralistes tel qu'*Apis mellifera* L, pose la question de la survie d'un grand nombre de plantes et d'insectes associés à ces ressources (Memmott *et al.*, *op.cit.*). Beismeyer *et al.* (*op.cit.*) ont en effet observé en Grande Bretagne et aux Pays-Bas une corrélation très nette entre le déclin des abeilles sauvages et domestiques et les plantes qu'elles pollinisent. C'est pourquoi, malgré la robustesse du réseau d'interactions mutualistes plantes-pollinisateurs, il se peut que la poursuite de ce déclin puisse à terme engendrer le basculement de ces échanges vers un point de non-retour (Potts *et al.*, 2010b).

Le déclin des populations de pollinisateurs et avec lui du service de pollinisation remet donc en question le maintien de la diversité des plantes sauvages, la stabilité des écosystèmes, la durabilité des filières apicoles et agricoles, la sécurité alimentaire internationale et *in fine* le bien être humain.

1.1.2.3. Des causes de mortalité

Les causes de mortalité et de perte observées chez les pollinisateurs sauvages et domestiques sont encore mal connues. Un premier bilan de l'état des recherches menées jusqu'à présent est néanmoins possible.

- **Les causes de mortalité des pollinisateurs sauvages**

Selon Winfree *et al.* (2009) les principales causes du déclin des pollinisateurs sauvages sont liées à la fragmentation, à la perte (recul des surfaces) et à la dégradation (perte de diversité) des espaces semi-naturels pérennes (prairies, bois, bosquets, bords de route, bandes enherbées, friches, etc.), (Kremen *et al.*, 2002 ; Kremen *et al.*, 2004 ; Steffan-Dewenter *et al.*, 2006 ; Steffan-Dewenter *et al.*, 2000a ; Larsen *et al.*, 2005 ; Hendrickx *et al.*, 2007 ; Ricketts *et al.*, 2008) générant une raréfaction des ressources alimentaires (diversité et abondance) et des zones de nidifications (Hines et Hendrix 2005, Potts *et al.*, 2005). Ainsi, selon Ricketts *et al.* (*op.cit.*), l'analyse de 23 études, portant sur 17 types de cultures situées en contexte paysager agricole, dans différents pays, fait état

d'une corrélation entre l'augmentation de la distance aux habitats naturels et semi-naturels et la diminution de la richesse spécifique et de l'abondance des abeilles sauvages. Le taux de fragmentation de ces habitats (Cane *et al.*, 2006 ; Brosi *et al.*, 2008 ; Donaldson *et al.*, 2002) ainsi que leur taille de plus en plus petite, confirme cette tendance aussi bien pour les abeilles (Steffan-Dewenter *et al.*, *op. cit.*) que les papillons (Tscharntke *et al.*, 2002). Toutefois l'ampleur de ces répercussions varie selon la nature, la capacité à se mouvoir des différents pollinisateurs (Westrich, 1996) et la qualité de la matrice paysagère entourant ces habitats (Steffan-Dewenter *et al.*, *op.cit.*). L'ensemble de ces travaux pose finalement la question de l'existence d'un seuil critique en terme de surface et de qualité des habitats, nécessaires au maintien durable des pollinisateurs (Potts *et al.*, 2010b ; Pauw, 2007).

D'autres causes de mortalité sont parallèlement évoquées dont : l'effet négatif direct, létal ou subléta, des pesticides (dont les insecticides) sur les traits d'histoire de vie (THV) des pollinisateurs (Alston *et al.*, 2007 ; Brittain *et al.*, 2011 ; Desneux *et al.*, 2007) pouvant générer des changements locaux en termes d'abondance et de diversité (Brittain *et al.*, 2010) ; des répercussions indirectes sur la disponibilité des ressources floristiques liées à l'utilisation d'herbicides et de fertilisants (Gabriel *et al.*, 2007 ; Holzschuh *et al.*, 2008) ou encore la compétition d'espèces exotiques. Ainsi, certaines plantes invasives concurrentes d'espèces locales impactent le développement de pollinisateurs généralistes au détriment de spécialistes (Traveset *et al.*, 2006). Inversement une trop grande présence de colonies d'abeilles domestiques peut générer une pression sur la ressource floristique locale pourtant nécessaire à différentes espèces indigènes (Goulson *et al.*, 2009). La compétition inter et intra-spécifique se traduit enfin par la propagation d'agents pathogènes et de parasites (virus, acariens, etc.) (Stout et Morales, 2009 ; Woolhouse *et al.*, 2005 ; Eyer *et al.*, 2009 ; Genersch *et al.*, 2006 ; Neumann et Elzen, 2004 ; Spiewok et Neumann, 2006). Il semble que le changement climatique puisse accroître ces effets (Le Conte et Navajas, 2008 ; Schweiger *et al.*, 2010) générant un affaiblissement, une redistribution spatiale des espèces et des communautés (Hickling *et al.*, 2006), voire leur extinction, localement (Parmesan *et al.*, 1999 ; Thomas *et al.*, 2001).

Ces différentes causes peuvent agir de manière simultanée voire entrer en synergie et décupler les effets (Didham *et al.*, 2007). Toutefois, l'approche synergétique est encore peu appréhendée en ce qui concerne les pollinisateurs sauvages. Elle l'est d'avantage pour l'abeille domestique.

- **Les causes de mortalité de l'abeille domestique**

Une multiplicité de facteurs

Alors que pour les pollinisateurs sauvages le poids explicatif des premières causes évoquées quant à la fragmentation des habitats semble prédominant, il n'en va pas de même pour l'abeille domestique. L'idée d'une multiplicité de facteurs aux effets sublétaux (effet multi-causal) produisant en interaction un effet létal, fait d'avantage consensus (Di Prisco *et al.*, 2013 ; Potts *et al.*, 2010b).

La complexification de l'étude des causes de dépérissement voire de mortalité des colonies d'abeilles domestiques a engendré un développement exponentiel du nombre de publications depuis 2006 rendant l'identification des principaux facteurs difficiles à hiérarchiser (Figure 12.a). Potts *et al.* (*op.cit.*) proposent de regrouper ces facteurs en trois catégories que nous nous attacherons à décrire de manière synthétique (sous la forme de tableaux) à l'aide de l'analyse bibliométrique quantitative menée par Requier (2013) à partir de ces mêmes catégories et portant sur les publications⁴⁰ parues entre 1975 et 2013 (Figure 13).

⁴⁰ Cette étude a été menée à partir de la section Web of Science de la base de données bibliographique *ISI Web of Knowledge* <<http://apps.webofknowledge.com>>. Le portail de recherche internet Google a également été mobilisé (Requier, 2013).

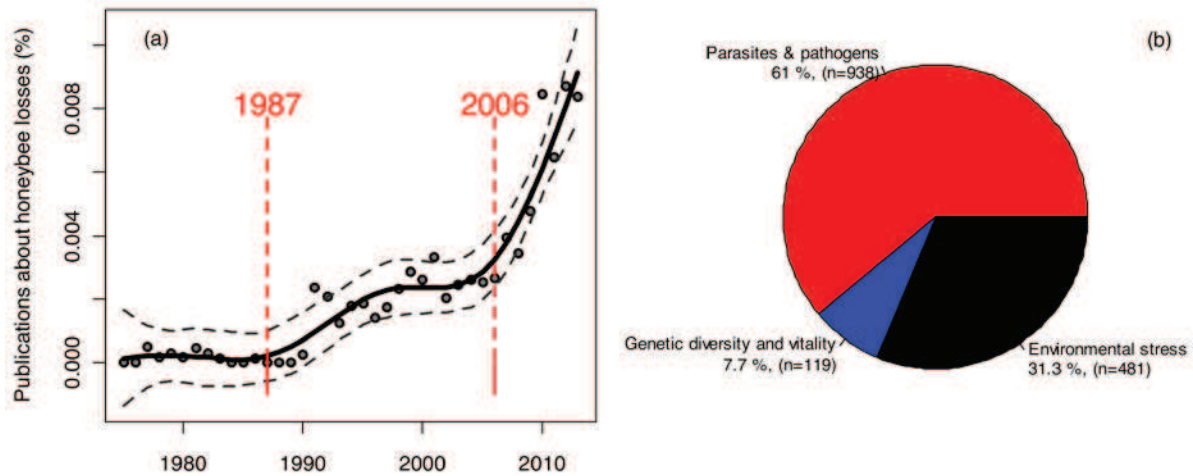


Figure 12 : Evolution du nombre de publications portant sur l'étude de la mortalité des colonies d'abeilles domestiques entre 1975 et 2013 (a), et répartition thématique des causes identifiées (b) (tiré de Requier, 2013).

Les trois causes principalement identifiées concernent : l'impact des parasites et des pathogènes ; l'érosion de la diversité génétique et l'intensification des pratiques apicoles ; les stress environnementaux (Figure 12.b ; Figure 13). Selon Requier (2013), sur 1538 publications retenues, 61 % concernent l'étude des parasites et pathogènes contre 31,3 % pour les facteurs liés aux stress environnementaux (Figure 12.b). Ces derniers se répartissent en trois sous facteurs : les pesticides ; la perte d'habitats ; la perte de ressources floristiques (Figure 14.b).

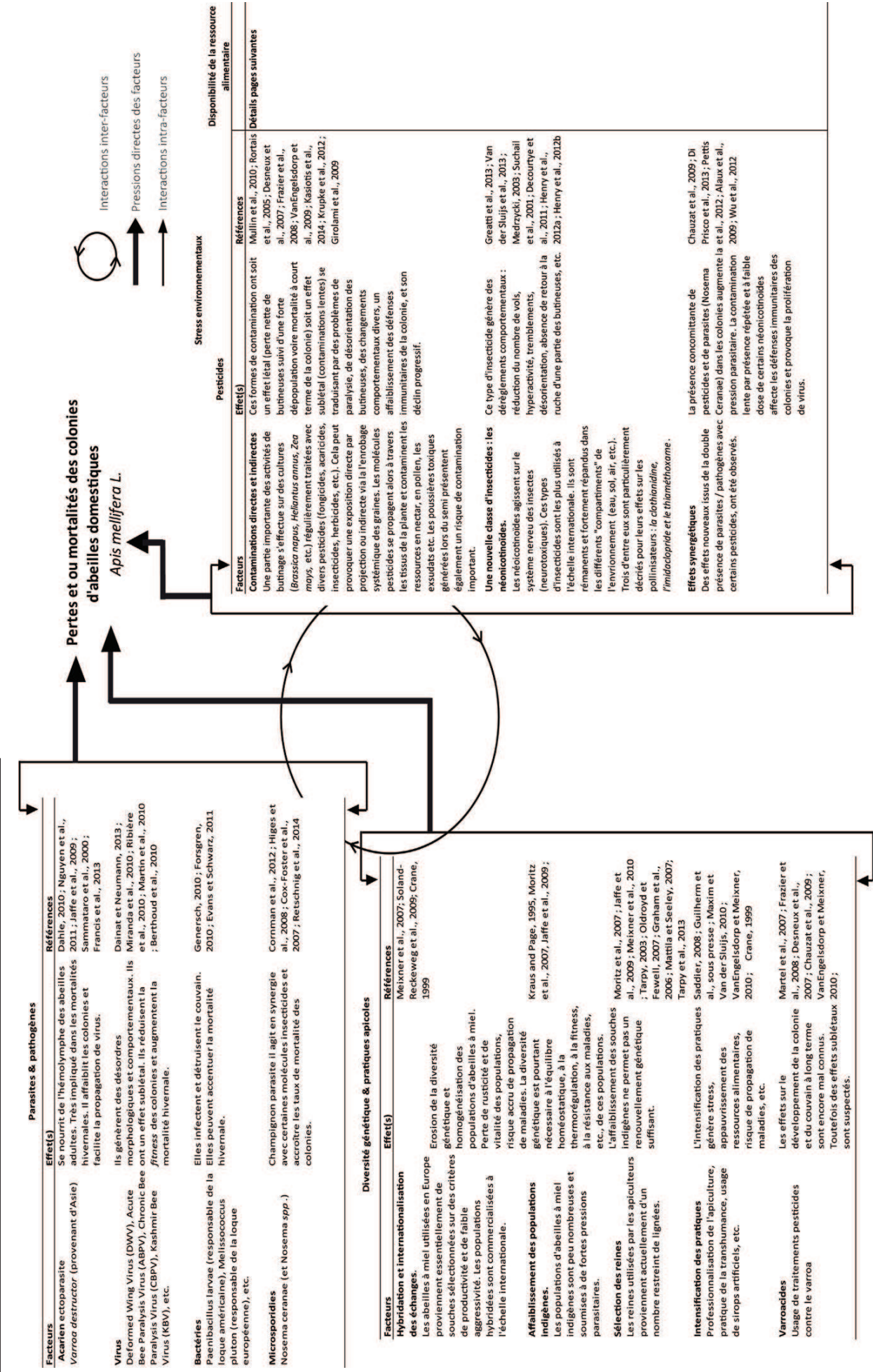


Figure 13 : État de l'art des facteurs de pertes et de mortalité des colonies d'abeilles domestiques (*Apis mellifera* L.)

La perte d'habitats et de ressources floristiques étant étroitement corrélée avec la disponibilité de la ressource alimentaire nous les appréhendons simultanément.

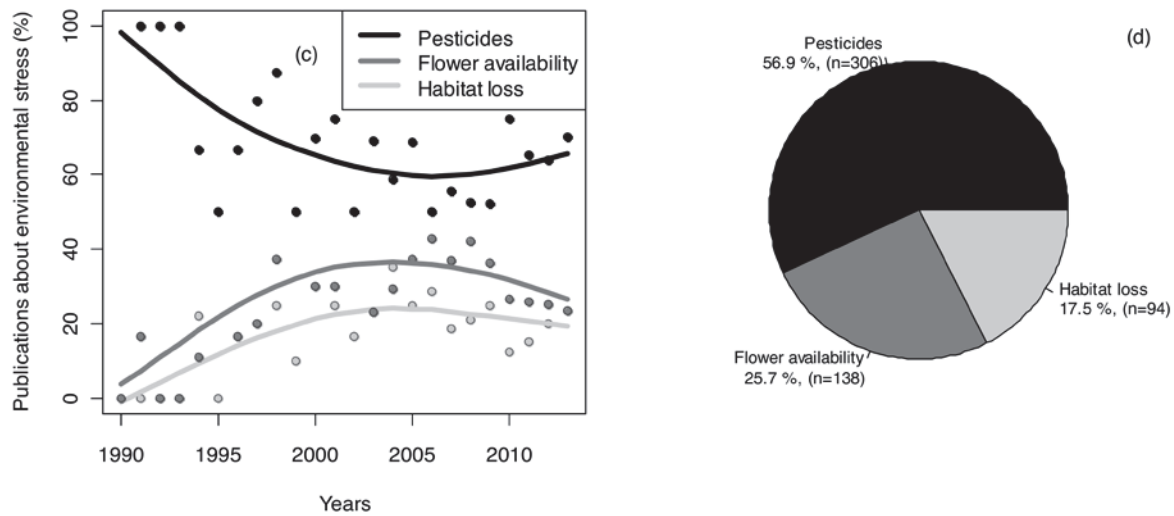


Figure 14 : Evolution du nombre de publications portant sur les stress environnementaux entre 1990 et 2013 (c), et répartition thématique des sous-facteurs (d). (Tiré de Requier, 2013).

Peu étudiée malgré son intérêt probant (comme nous le verrons ultérieurement), la question de la disponibilité de la ressource alimentaire reste pour les chercheurs une préoccupation secondaire au regard de la problématique des pesticides. Ce sous-facteur ne représente ainsi que 15 % des 1 538 publications retenues dans l'analyse bibliométrique de Requier (Requier, 2013) et est en baisse constante depuis 2004 (Figure 14.c).

- **La disponibilité de la ressource alimentaire : quel bilan, quelles conséquences ?**

Une forte dépendance à la ressource

Pour assurer son développement physiologique, sa reproduction et sa survie, une colonie d'abeilles domestiques nécessite une large diversité de ressources polliniques et nectarifères, (Requier 2013 ; Odoux *et al.*, 2012 ; 2014 ; Brodschneider et Crailsheim, 2010 ; Keller *et al.*, 2005a ; 2005b).

Le nectar permet principalement l'apport de glucides et constitue la première source d'énergie (Haydak, 1970). Une partie importante de cette ressource est stockée sous forme de miel (80 % de sucre et 20 % d'eau) afin de permettre la

survie de la colonie durant la période d'hivernage (Winston, 1993). L'abeille domestique peut également mobiliser du miellat, dans une moindre mesure. Ce dernier correspond à un exsudat sucré produit par divers insectes suceurs de sèves, principalement de l'ordre des hémiptères tels que la cochenille (*Coccoidea*) ou le puceron (*Aphidoidea*) (Eickwort et Ginsberg, 1980). Le pollen, est la première source de protéines (Haydak, 1970).

Un manque de connaissances

La ressource florale disponible à l'échelle paysagère est un élément stratégique pour le bon fonctionnement des colonies (Brodscheinder et Crailsheim 2010 ; Foley *et al.*, 2012). Pourtant seules quelques études émettent l'hypothèse de la raréfaction des aires de butinage liée l'intensification des pratiques agricoles et aux changements d'occupation du sol, comme cause probable de leur déclin voir de leur mortalité (Van Engelsdorp *et al.*, 2008 ; Requier 2013 ; Naug 2009 ; Decourtye *et al.*, 2010). De plus, la disponibilité et la mobilisation de cette ressource par les colonies, tout au long de la saison, reste encore mal connue notamment en contexte paysager agricole intensif. De nombreuses études questionnent les stratégies de butinage en fonction de structures spatiales simples et complexes via l'observation de la distance rucher / ressource, de l'intensité des danses (ou nombre de danses par minute), (Beekman, et Ratnieks, 2000 ; Steffan-Dewenter et Kuhn, 2003 ; Steffan-Dewenter *et al.*, 2002) mais peu s'intéressent à la composition et la variabilité spatio-temporelle du bol alimentaire de l'abeille domestique en milieu agricole, qui plus est, en fonction de structures paysagères distinctes. Plusieurs études (Dimou et Thrasyvoulou, 2007, Koppler *et al.*, 2007, Pernal et Currie, 2001, Odoux *et al.*, 2012) proposent une analyse partielle de l'alimentation de l'abeille dans ce type de milieu (diversité et ou qualité des pollens et ou des miels butinés) sans prendre en compte l'effet potentiel lié à la variabilité de la mosaïque paysagère. Seule l'approche développée par Requier (*op.cit.*) propose un suivi phénologique des ressources polliniques et nectarifères (diversité, quantité, qualité) en contexte de céréaliculture intensive (Zone Atelier Plaine et Val de Sèvre, Ouest, France) à l'aide d'un dispositif d'observation « ECOBEE » mis en place à partir de 2008 pour une durée de 7 ans et sur 250 colonies (Odoux *et al.*, 2014). Toutefois l'impact de la variabilité inter-paysagère reste peu abordée. Il en est de même

concernant l'étude des ressources nectarifères généralement appréhendées sur une seule partie de la saison, et ce malgré leur caractère incontournable pour la survie des colonies (Kunert et Crailsheim, 1988 ; Hrassnigg et Crailsheim, 2005). Ces approches partielles peuvent s'expliquer par les difficultés liées à la mise en place de méthodes d'observation et d'interprétation des résultats (Rhoné *et al.*, sous presse ; Rhoné *et al.*, 2013). Les analyses méliissopalynologiques nécessaires à l'identification de l'origine florale et géographique des miels sont d'avantage mobilisées dans une perspective de commercialisation des produits de la ruche plutôt qu'à des fins de suivi phénologique des sources de nectars butinées (Sabo *et al.*, 2011). D'autres travaux se sont plutôt orientés vers une estimation de la disponibilité de la ressource en pollen et en nectar à l'échelle paysagère via : une évaluation de la quantité de fleurs disponibles (Frankl *et al.*, 2004) ; la mesure du potentiel de production de miel dans un rayon de quelques kilomètres autour du rucher (Janssen *et al.*, 2006 ; Briane, 1993 ; Béguin, 1994) sans toutefois prendre en compte les stratégies de butinage effectives des colonies (Rhoné *et al.*, soumis).

Les enjeux liés au maintien de la flore pollinifère et nectarifère en milieu agricole sont d'autant plus importants que celle-ci subit d'importantes pressions.

Une raréfaction et une homogénéisation de la ressource floristique

La simplification des paysages, la perte et la fragmentation des habitats naturels et semi-naturels tels que les prairies, les haies, les bois, les bosquets, les arbres isolés, etc., ont engendré un fort déclin de la diversité et de l'abondance des ressources floristiques sauvages (1.1.1.3 ; Decourtye *et al.*, 2010 ; Ockinger et Smith, 2007 ; Fried *et al.*, 2009 ; Olivereau 1996 ; Jauzein, 2001). Ce déclin est important notamment pour ce qui est des adventices et des messicoles, du fait de l'usage d'herbicides (Gabriel et Tschardt, 2007, Holzschuh *et al.*, 2007). Les répercussions largement connues pour les pollinisateurs sauvages le sont nettement moins concernant l'abeille domestique. Parallèlement, la simplification des assolements, la réduction du temps de rotation entre les cultures,

l'intensification dans la gestion des prairies (ray-gras, fauche précoce⁴¹, etc.), l'usage de variétés hybrides ont largement transformé le potentiel pollinifère et nectarifère de la flore cultivée. Bien que la modernisation de l'agriculture ait favorisé l'essor de certaines plantes stratégiques pour les pollinisateurs tels que le colza ou le tournesol pour l'apport de nectar et le maïs comme source majeure de pollen en fin de saison (Rollin *et al.*, 2013 ; Le Féon 2010 ; Charriere *et al.*, 2010, Vaissiere et Vinson, 1994 ; Odoux *et al.*, 2004) ; beaucoup d'autres ont régressé dont la phacélie (*Phacelia sp.*), le sainfoin (*Onobrychis sp.*), le trèfle (*Trifolium sp.*), les féveroles (*Vicia sp.*) etc. La généralisation de certaines cultures a destiné une importante partie des surfaces agricoles à la monoculture, et créée une dépendance étroite des colonies à celles-ci (Decourtye *et al.*, 2010 ; Davaine, 2012). Pourtant, la sélection de certaines variétés de colza et de tournesol pour leurs propriétés oléiques au détriment de leur intérêt nectarifère, les rend moins intéressantes du point de vue des pollinisateurs (Davaine, *op.cit.* ; Pham-Delègue *et al.*, 1994). De plus, vouées à un usage massif de produits phytosanitaires, elles présentent un risque majeur en terme de contamination.

Des périodes de disette

Au-delà de l'homogénéisation des ressources alimentaires, la transformation des paysages agricoles de plaine et de coteaux a fait apparaître deux périodes de disette (Decourtye *et al.*, 2010 ; Odoux *et al.*, 2014) obligeant les apiculteurs à apporter des suppléments en pollen et ou en nectar afin d'amoindrir les effets potentiels dus à un stress nutritionnel (Decourtye, *op.cit.*). Selon Requier (2013), la majorité des ressources alimentaires disponibles (pollen et nectar) en milieu agricole de type céréaliculture intensive, se concentrent sur une période de 20 à 30 jours, entre les mois d'avril et de juillet, correspondant respectivement aux floraisons du colza et du tournesol. Ces deux périodes d'abondance pouvant connaître un léger décalage saisonnier d'une année voire d'une région à l'autre. Le mois d'août à l'inverse du mois de juin, se caractérise par une très faible abondance de la ressource alimentaire liée à la fin de la floraison des grandes cultures et à une raréfaction des plantes sauvages disponibles (Odoux *et al.*,

⁴¹ Les périodes de fauches sont actuellement réglementées pour tenter de diminuer l'impact des pratiques sur la faune et la flore locale. Ces périodes sont réglementées à l'échelle des préfectures et sont généralement interdites entre la mi-mai et la mi-juin.

2012 ; Decourtye *et al.*, *op.cit* ; Rands et Whitney, 2010). Ces fortes fluctuations saisonnières ont des répercussions importantes sur la dynamique des colonies, notamment du fait d'une simultanéité au mois de juin entre fin de la floraison du colza et niveau maximal de ponte (Requier, *op.cit.*). De même, la raréfaction des ressources floristiques en fin de saison conditionne la constitution de réserves alimentaires pour la phase d'hivernage et ainsi, la survie de la colonie jusqu'au printemps (Requier, *op.cit.*).

Des impacts négatifs liés au manques de nutriments

Une colonie d'abeilles domestiques a besoin d'une nourriture de qualité et en quantité suffisante pour permettre son développement larvaire et optimiser son cycle d'activité aussi bien en pleine saison qu'en période d'hivernage (Sommerville, 2001). Qualifiée de « super-organisme », celle-ci est capable d'adapter ses stratégies de butinage ou d'élevage du couvain (plasticité) selon ses besoins en glucides et en protéines et selon le degré de disponibilité de la ressource alimentaire dans le paysage (Schmickl et Crailsheim, 2004 ; Schmickl et Crailsheim, 2002 ; Breed *et al.* 1990 ; Rodinson, 1992). Cependant cette plasticité et adaptation entre offre et demande comporte certaines limites. Un manque trop important de glucides, protéines ou lipides conditionne sa survie (Kunert et Crailsheim, 1988) et limite ses capacités d'élevage du couvain, qu'elle ne pourra assurer que si les nutriments essentiels sont présents dans la nourriture (Van Der Steen, 2007 ; Herbert *et al.*, 1977).

Le manque de glucides

Une pénurie de glucides, liée à une raréfaction des ressources nectarifères disponibles et à l'épuisement des réserves de miel dans la ruche, a une impacte négative sur le processus métabolique des ouvrières (Greco *et al.*, 2013) et se traduit par une réduction des capacités de récolte (Brodschneider et Crailsheim, 2010), de thermorégulation, de nettoyage, d'alimentation du couvain, de stockage des réserves de pollen et de nectar (Bruneau, 2006), par une altération des échanges trophallactiques nécessaires au transfert de nourriture et d'informations chimiques. La présence de pathogènes tel que *Nosema ceranae* combinée à un phase de stress nutritionnel réduit la durée de vie de la population (Mayack et Naug, 2009a ; Naug et Gibbs, 2009b) et les capacités d'hivernage (Amdam *et al.*,

2004). Huang et Robinson (1992 ; 1996) ont également observé une perturbation dans le temps du polyéthisme⁴² de la colonie via une accélération du processus de développement du couvain et une augmentation rapide du nombre de butineuses (Rinderer et Baxter, 1978 ; Seeley, 1995). L'ensemble de ces conséquences a, à terme, un effet négatif sur la dynamique démographique, voire la durée de vie de la colonie (Schulz *et al.*, 1998).

Le manque de protéines

Selon Allen et Jeffree (1956) et Imdorf *et al.* (1998), il existe une corrélation positive entre la quantité de pollen stocké et de couvain élevé. Le manque d'apports en protéines (via le pollen), se traduit donc par une diminution rapide de l'élevage du couvain (Haydak, 1935 ; Pankiw 2007 ; Fewell et Winston, 1992). En cas de forte pénurie les ouvrières développent un comportement cannibale vis-à-vis des jeunes larves afin de mener les plus âgées à maturité (Schmickl et Crailsheim 2001 ; Schmickl et Crailsheim 2002). Une absence totale de protéines aboutit à un arrêt de l'élevage (Blaschon et Crailsheim, 2001). Selon Brodschneider et Craisheim (2010), au-delà de ce processus d'adaptation, le manque de protéines peut engendrer une réduction de la durée de vie de la population (Maurizio, 1954 ; Schmidt *et al.*, 1987 ; Manning *et al.*, 2007 ; Eischen *et al.*, 1982) par altération du développement physiologique des ouvrières dont : la maturation des muscles pour le vol, le développement de la masse thoracique (Hersch *et al.*, 1978 ; Hagedorn et Moeller, 1968), de la taille des ailes et du corps (Daly *et al.*, 1995 ; Brodschneider *et al.*, 2009a ; Brodschneider *et al.*, 2009b), des ovaires (Hoover *et al.*, 2006), des glandes hypopharyngiales nécessaires à la production de gelée royale (Alqarni *et al.*, 2010). Cela peut également se traduire par une réduction de la teneur en protéines de l'hémolymphe (Brodschneider et Crailsheim, *op.cit.*), des capacités d'apprentissage et de mémorisation (Mattila et Smith, 2008), de la résistance aux pesticides (Wahl et Ulm, 1983) et aux parasites et pathogènes (Alaux *et al.*, 2010 ; De Grandi-Hoffman *et al.*, 2010). Les couvains mâle et ouvrière sont impactés. Le manque de protéines chez les larves mâles ralentit la maturité

⁴² Le polyéthisme désigne chez les animaux sociaux une division du travail soit par caste soit comme on l'observe chez l'abeille domestique, par âge.

sexuelle de ces derniers (Szolderits et Crailsheim, 1998) et la production de spermatozoïdes (Nguyen, 1999).

Les effets induits par le manque de protéines sont immédiats pour certains et décalés dans le temps pour d'autres ou « reportés ». Selon Requier (2013) la disette des mois de mai et juin en contexte agricole intensif impacte la dynamique démographique et les THV des colonies à posteriori. Ces effets se traduisent par : un affaiblissement de la taille de la population adulte au mois d'août ; un développement du couvain mâle au mois de juillet au détriment du couvain ouvrière par instinct de survie, une augmentation de la mortalité hivernale et de la pression varroa à l'automne.

Le manque de ressources floristiques diversifiées et de qualité

La qualité et la diversité des ressources floristiques disponibles conditionnent également la dynamique et le développement des colonies. En temps normal, les butineuses privilégient des sources de nectar à forte concentration en sucre (Greco *et al.*, 2013) et en particulier à forte teneur en saccharose (Seeley *et al.*, 1991). Le saccharose permettant d'augmenter la durée de vie de la colonie (Barker et Lehner, 1978) et de favoriser le développement du couvain au printemps (Brodschneider et Crailsheim 2010). Concernant les ressources polliniques, leur teneur en protéines brutes varie d'une espèce de plante à l'autre (35 % pour la Vipérine commune *Echium vulgare*, 11 % pour le sarrasin *Fagopyrum esculentum*) et détermine leur qualité ou valeur nutritionnelle (Sommerville 2001 ; Pernal et Currie 2000 ; Roulston *et al.*, 2000). Selon Di Pasquale *et al.* (2013) une haute teneur en protéines favorise le développement physiologique des abeilles et améliore leur résistance vis-à-vis des parasites. Un apport polyfloral permettra quant à lui une prolongation de la durée de vie de la population.

Ce premier bilan bibliographique permet :

- de souligner le rôle central de la ressource floristique (diversité, qualité et quantité) dans l'évolution des THV des colonies d'abeilles domestiques et de réévaluer son importance en tant que facteur de perte et ou de mortalité parmi l'ensemble des causes évoquées

- de constater le manque de connaissances actuelles quant à la diversité des plantes mobilisées par les colonies tout au long de la saison et quant à l'adaptabilité des traits de vie, en fonction de contextes paysagers agricoles différenciés de par leur structure et leur composition, à grande échelle spatiale.

Questionner les interactions abeilles / paysages à travers la problématique de la ressource floristique nécessite au préalable une connaissance précise des besoins alimentaires de la colonie au cours de la saison, et des comportements de butinage.

1.1.2.4. Le rôle stratégique de la ressource floristique

- **Un cycle de développement conditionné par la saison et la succession des floraisons**

Le cycle biologique et les besoins alimentaires d'une colonie changent au cours du temps et sont étroitement corrélés avec les saisons et la succession des floraisons. Guerriat (2000) a pu identifier cinq grandes phénophases, ou sous périodes caractéristiques de ce cycle : Hivernale, Prévernale, Vernale, Estivale et Estivo-automnale (Tableau 3).

En milieu tempéré agricole, la limite temporelle des phénophases peut varier d'une région voire d'une saison à l'autre. En milieu méditerranéen ou montagnard, les étapes du cycle restent les mêmes mais se prolongent ou se réduisent selon le contexte climatique et floristique (Clément *et al.*, 2011). La dynamique et le développement des colonies sont donc fortement conditionnés par le contexte environnemental et paysager dans lequel celles-ci évoluent (Requier, 2013).

Périodes	Hivernale	Prévernale	Vernale	Estivale	Estivo-automnale
Mois	novembre- février	mars-avril	mai-fin juin	fin juin-juillet	août-octobre
Ponte	sporadique	début, expansion rapide	expansion rapide, atteint son maximum	début de régression	nette régression
Pollen	nul à très rare	abondant	très abondant abondant	abondant	rare
Poids	diminution lente, miellée absente	diminution rapide, miellée nulle à faible	augmentation, miellée intense puis	augmentation miellée intense	stagnation ou diminution, peu de nectar disponible
Activité	nulle à réduite	réduite par le froid et la pluie	intense, essaimage	intense	moyenne à réduite
Nourriture	provisions	surtout provisions	nectar	nectar	nectar puis provisions
Population	stagne et diminue lentement, abeilles d'hiver	disparition progressive des abeilles d'hiver	augmentation rapide, abeilles d'été	maximum de la population puis diminution	population réduite, disparition des abeilles d'été
Floraison	absentes	rares à moyennes	abondantes	abondantes	rares à très rares
Types de floraisons	noisetier (<i>Corylus avellana</i>)...	saupe (<i>Salix sp.</i>), colza (<i>Brassica napus</i>)...	fruitiers (<i>Rosaceae</i>), pissenlit (<i>Taraxacum sp</i>)...	tournesol (<i>Helianthus annuus</i>), trèfle (<i>Trifolium sp</i>), ronce (<i>Rubus sp</i>)...	lierre (<i>Hedera helix</i>)...

Tableau 3 : Les phénomènes caractéristiques du cycle biologique annuel d'une colonie et les activités associées (*adapté de Guerriat, 2000*).

• La ressource floristique et les besoins alimentaires de l'abeille domestique

Pour répondre à ses besoins alimentaires et assurer son développement, une colonie nécessite l'apport quantitatif et qualitatif de protéines (acides aminés), d'hydrates de carbones (sucres), de graisses (acides gras, stérols), de vitamines, de minéraux et d'eau (Bruneau, 2006). Ces besoins varient selon les types d'individus et de leur stade de développement (Haydak, 1970 ; Hrassnigg et Crailsheim, 2005). La colonie est organisée autour de la reine dont la fonction est d'assurer le renouvellement de la population ; du couvain (œufs, larves, nymphes); des ouvrières (population adulte active) responsables du fonctionnement général de la colonie (nettoyage, élevage, butinage, etc.) et des mâles dont le rôle se limite à la fécondation des reines (Clément *et al.*, 2011).

La reine est nourrie quasi exclusivement de gelée royale. Cette substance est sécrétée par les glandes hyopharyngienne et mandibulaire (Clément *et al.*, 2011 ; Haydak, *op.cit.*). Les larves sont elles aussi nourries de gelée royale, uniquement

les trois premiers jours de leur vie. Par la suite elles reçoivent une « bouillie larvaire » constituée de gelée royale, sucs digestifs, pollen et miel, dont la composition évolue avec l'âge (Winston, 1993). L'apport en protéines permet une croissance rapide (Moritz et Crailsheim, 1987). La population adulte (ouvrière et mâle) consomme miel / nectar et pollen soit par prélèvement direct dans les réserves, soit par trophallaxie ou encore au cours de l'activité de butinage lors de la collecte de nectar (Bruneau, 2006 ; Crailsheim *et al*, 1996).

Les besoins en sucres

Les sucres (glucides) représentent une part importante de l'alimentation des abeilles. Ils sont essentiellement utilisés pour assurer les dépenses énergétiques, et les activités telles que la thermorégulation, le nettoyage des cellules, l'alimentation du couvain, la récolte et l'emmagasiner du nectar et du pollen, etc. (Brodschneider et Crailsheim, 2010). Les glucides proviennent du nectar _ prélevé à partir des nectaires intra et extra floraux sur une grande diversité de plantes à fleurs _ et ou du miellat (Haydak, 1970).

La concentration en sucre du nectar peut varier de 4 à 60 % (Bruneau, *op. cit.*). Ce dernier est essentiellement composé de saccharose, de fructose et de glucose chacun étant présent dans des proportions variables. On trouve également d'autres sucres en moins grandes quantités (maltose, raffinose, mélébiose, tréhalose, mélézitose, galactose, arabinose et mannose, stachyose, xylose, lactose) dont certains sont toxiques pour l'abeille (mannose, galactose, arabinose, xylose, melibiose, raffinose, stachyose, lactose). Ceux-ci sont contenus dans certains miellats, (Brodschneider et Crailsheim, *op.cit.* ; Barker, 1977 ; Bruneau, *op.cit.*). 0,5 à 1 % des « composés » correspondent à des substances diverses (acides organiques, protéines, acides aminés, lipides, matières minérales, vitamines, pigments et substances aromatiques), (Pouvreau, 2004). Enfin 70 à 80 % du nectar est constitué d'eau.

Les butineuses privilégient les sources de nectar comprises entre 30 et 50 % de sucres et délaissent celles inférieures à 15 % (Bruneau, *op.cit.*). La qualité (qui se définit entre autre par la concentration en sucres) et la quantité du nectar diffèrent d'une plante à l'autre (Tautz, 2009). Différents facteurs sont impliqués dans ces variations : la période de floraison, l'heure, les conditions climatiques

et édaphiques, l'âge et la maturité de la plante, la position des fleurs, la température, l'ensoleillement, le vent, la variété pour les plantes cultivées, la fécondation de la plante, etc. (Janssen *et al.*, 2006 ; Pouvreau, *op.cit.* ; Jablonski et Koltowski, 2002).

Une fois collecté, le nectar est ramené à la ruche pour être stocké. L'eau qu'il contient est réduite à hauteur de 16 à 20 % et des enzymes sont ajoutés pour permettre sa conservation sous forme de miel. Le miel comporte dès lors 38 % de fructose et 31 % de glucose ainsi que plusieurs di- et trisaccharides (Brodschneider et Crailsheim, 2010 ; Doner, 1977). Une colonie nécessite en moyenne entre 60 et 80 kg de miel par an pour répondre à ses besoins (Doucet Personeni *et al.*, 2003) et notamment pour passer la phase d'hivernage. En climat tempéré, Seeley et Visscher (1985) ont estimé la perte de poids d'une petite colonie, due à sa consommation de miel entre juillet et avril, à environ 20 kg.

Les besoins en protéines

Les protéines sont fournies par le pollen stocké dans la ruche sous forme de « pain d'abeille », un mélange de pollen, de nectar régurgité, de miel et de sécrétions glandulaires (Herbert et Shimanuki, 1978 ; Ellis and Hayes, 2009) qui permet d'éviter une dégradation trop rapide (Pernal et Currie, 2000). La teneur en sucre de ce mélange est en moyenne de 30 à 35 % (Bruneau, 2006). Le pollen permet aussi l'apport d'acides aminés indispensables au développement de la colonie (thréonine, valine, méthionine, isoleucine, leucine, phénylalanine, histidine, lysine, arginine et tryptophane), (De Groot, 1953). Selon Herbert *et al.* (1970), une alimentation des jeunes abeilles qui serait exclusivement composée de pollen de pissenlit (*Taraxacum sp.*) carencé en tryptophane, phénylalanine et arginine ne permettrait pas l'élevage du couvain.

Au-delà des acides aminés, le pollen permet de couvrir les besoins en lipides, dont la teneur varie entre 4 et 6 % du poids sec (Bruneau, *op.cit.*). Ces derniers ont un rôle énergétique et interviennent dans le fonctionnement des membranes cellulaires, dans la synthèse des graisses, dans le contrôle des maladies bactériennes, etc. (Bruneau, *op.cit.* ; Feldlauer *et al.*, 1993). Les lipides facilitent également l'apport des vitamines (B, C, E, H) nécessaires à l'élevage du couvain (Herbert, 1992) et l'apport de minéraux (potassium, calcium,

magnésium, fer, zinc, sodium, manganèse, cuivre etc.) impliqués dans les mécanismes vitaux (Herbert, 1992 ; Bruneau, 2006).

La valeur nutritive des pollens (dépendante de la composition en acides aminés et autres substances) et leur teneur en protéines varie beaucoup d'une plante à l'autre, de 2,5 à 61 % (Sommerville, 2001 ; Haydak, 1970 ; Roulston *et al.*, 2000). Cette valeur est caractérisée d'excellente pour les fruitiers (*Rosaceae*) et les saules (*Salix sp*) à l'inverse du noisetier (*Corylus avellana*), (Pouvreau, 2004). Seule une alimentation d'origine multiflorale, dite « mixte » permet de couvrir l'ensemble des besoins de la colonie (Schmidt, 1984 ; Schmidt *et al.*, 1987 ; Alaux *et al.*, 2010), à l'exception de rares espèces telles que le mélilot *Melilotus sp* (Campana et Moeller, 1977), ou la moutarde *Sinapis sp* (Singh et Singh, 1996) dont la monodiète paraît tout aussi bénéfique. En milieu agricole, l'alimentation en pollen des abeilles domestiques utilisées pour la pollinisation des monocultures se réduit généralement à une seule espèce (Schmidt *et al.*, 1995). Une augmentation (quantitative) de la consommation de cette même ressource ne permet pas de compenser le déficit de certains nutriments (acides aminés, protéines, lipides etc.) nécessaires au développement physiologique et à la résistance immunitaire de la colonie (Huang, 2010 ; Morais *et al.*, 2011 ; Requier, 2013). Selon Wille *et al.* (1985) une colonie récolte environ 10 à 26 kg de pollen par an. Crailsheim *et al.* (1992) ont estimé la consommation entre 13,4 et 17, 8 kg.

Au-delà du besoin en protéines et en glucides, l'eau est également un élément indispensable. Elle intervient dans une série de mécanismes biologiques vitaux (Nicolson, 2009) et permet de refroidir voire de maintenir une humidité suffisante au niveau du couvain, ou encore, de récolter des miels trop visqueux (Herbert 1992). L'eau est prélevée soit directement par les butineuses soit lors d'un apport de nectars trop humide (Bruneau, *op.cit.*).

Enfin la propolis fait partie des éléments nécessaires au fonctionnement de la colonie. Substance visqueuse récoltée sur les bourgeons de certaines espèces végétales (peuplier, marronnier d'Inde, chêne, érables, aulnes, etc., ou directement issue de la résine des conifères, amalgamée à une sécrétion salivaire,

elle est utilisée non pas dans l'alimentation de la colonie mais à titre d'antiseptique, de mastic et ou de ciment (Jean-Prost et Le Conte, 2005).

Au vu de ce bilan quant aux besoins alimentaires de la colonie, nous pouvons aisément conclure que sa survie dépend étroitement de l'abondance, de la qualité et de la diversité des ressources floristiques disponibles dans son environnement proche. Pour faire face à ses besoins alimentaires, celle-ci met en place des stratégies d'approvisionnement spécifiques qu'il est nécessaire d'éclairer afin d'appréhender au mieux notre objet de recherche.

- **Les stratégies d'approvisionnement de l'abeille domestique**

La majorité des plantes entomophiles utilisent des signaux optiques (la couleur), et ou chimiques (l'odeur), pour attirer les pollinisateurs. Ces signaux sont associés par ces derniers à l'idée de ressource alimentaire (Pouvreau, 2004). Leur apprentissage est nécessaire et explique que les butineuses collectent le pollen et ou le nectar sur un même type de fleur (de un à plusieurs voyages) jusqu'à épuisement de la ressource (Grant, 1950). Une pelote de pollen comportera ainsi rarement plus de trois espèces, et majoritairement une seule. Cette « constance florale » permet une optimisation : de la recherche de nourriture (temps, gain d'énergie), (Seeley *et al.*, 1991) ; du stockage (les nectars avec la même concentration en sucres sont placés dans des alvéoles proches, facilitant ainsi la maturation du miel), (Greco *et al.*, 2013) ; de la pollinisation croisée (Pouvreau, *op.cit.*). Malgré la « spécialisation » temporaire des butineuses, la colonie dans son ensemble reste polylectique et nécessite l'apport d'une grande diversité d'espèces florales pour répondre à ses besoins en pollen et en nectar (Haydak, 1970 ; Requier, 2013 ; Odoux, 2012). Chaque jour, plus de 2000 ouvrières sont mobilisées pour remplir cette activité, soit 2 à 10 % de l'ensemble de la population adulte (Seeley, 1985). Environ 58 % se destinent à la recherche de nectar, 25 % à la recherche de pollen et 17 % aux deux (Winston, 1993). La répartition des butineuses peut toutefois beaucoup varier en fonction des besoins de la colonie (Beekman *et al.*, 2004).

L'approvisionnement en nectar

La collecte de nectar s'effectue de manière continue, les besoins en énergie de la colonie sont permanents et les quantités requises pour passer l'hiver, importantes (Brodschneider et Crailsheim, 2010). Bien que les butineuses représentent $\frac{1}{4}$ de la population adulte ouvrière et aient la capacité de couvrir un large territoire (Seeley, 1995), la recherche de nectar ne s'effectue pas au hasard. Les travaux réalisés par Seeley (1995) et Seeley *et al.* (1991) ont permis d'observer l'existence de stratégies basées sur la notion de « rentabilité énergétique ». Celle-ci est estimée pour chaque zone ressource - une douzaine visitées par jour (Seeley *et al.*, 1991) - par les butineuses, à partir de différents critères : la distance ressource / ruche, l'abondance, la qualité, l'accessibilité et l'efficacité énergétique ou le rapport entre le coût énergétique nécessaire à l'acquisition de la ressource et le gain qu'elle permet (Waddington, 1985). Des critères « extérieurs » tels que les besoins alimentaires de la colonie sont également pris en compte (Seeley, 1986). Les butineuses modulent leur comportement en fonction de l'ensemble de ces paramètres. Plus la rentabilité d'une zone est importante plus l'intensité des danses, le nombre d'ouvrières recruté et le rythme de butinage augmentent et inversement (Seeley *et al.*, *op.cit.*). L'exploitation des ressources nectarifères par la colonie est donc sélective. La reine n'intervient pas dans le processus décisionnel qui est entièrement décentralisé et délégué aux ouvrières (Seeley *et al.*, *op.cit.*).

Parmi les critères d'évaluation de la rentabilité, la qualité est un élément central. Les butineuses privilégient les ressources nectarifères ayant la plus forte concentration en sucre et notamment en saccharose (Barker et Lehner, 1974 ; Scheiner *et al.*, 2004). Élément clé dans le processus de décision, la teneur en saccharose impacte la quantité de nectar collectée (Von Frisch, 1955 ; Pflumm, 1969 ; Schmid-Hempel *et al.*, 1985 ; Núñez et Giurfa, 1996), l'intensité du butinage (Scheiner *et al.*, *op.cit.* ; Seeley, 1995), et le niveau de recrutement des butineuses à la ruche (Waddington, 1997 ; Seeley, *op.cit.* ; Von Frisch, *op.cit.*). Certains nectars dont la constitution est inadaptée, sont également détectés et évités (Kumar *et al.*, 1993).

L'approvisionnement en pollen

La collecte et la consommation de pollen sont essentiellement liées à l'élevage du couvain (du début du printemps à la fin de l'été / début de l'automne) (Seeley, 1995 ; Dreller *et al.*, 1999). Les stratégies de butinage se distinguent de celles mises en œuvre pour la recherche de nectar. Le pollen est stocké en de très faibles quantités, pas plus d'un kilo (Jeffree *et al.*, 1975 ; Fewell et Winston 1992 ; Seeley, *op. cit.*). L'espace dans la ruche étant prioritairement destiné à l'accumulation de réserves de nectar, et au développement du couvain (Schmickl et Crailsheim, 2001 ; Schmickl et Crailsheim, 2002). De plus Seeley (*op.cit.*) a constaté qu'une trop grande quantité de pollen accumulée générerait une perte de « bénéfices » face aux « coûts » énergétiques engagés par la colonie. Un stock de 1 kg permet de couvrir les besoins en pollen durant une semaine environ en cas d'impossibilité de collecte (mauvais temps) ou d'importantes variations entre « l'offre » (disponibilité de la ressource dans le paysage) et la demande (Seeley, *op.cit.*). Le pollen est donc butiné à « flux-tendu » (Brodschneider et Crailsheim, 2010, Keller *et al.*, 2005a & b). Le nombre des butineuses recrutées, le taux de récolte, le temps de trajet, la taille de la charge sont ajustés en fonction des réserves stockées et de la quantité de couvain (Fewell et Winston 1992 ; Pankiw, 2007 ; Sagili et Pankiw, 2007 ; Camazine, 1993) et non en fonction du potentiel de ressources présent dans le paysage. L'information quant à la nécessité d'une collecte est transmise des nourrices aux butineuses par un système de sécrétion des glandes hypopharyngiennes (Crailsheim, 1986 ; et Crailsheim, 1990). L'émission d'un faible taux étant signe d'un besoin important et inversement (Seeley, *op.cit.*). En période de pénurie, la charge de pollen des butineuses déjà en activité est prioritairement augmentée plutôt que le nombre d'individu recruté (Schulz *et al.*, 1998). En cas d'extrême nécessité un recrutement peut tout de même avoir lieu et doubler rapidement la population destinée à l'activité de collecte (Seeley, *op.cit.*). La priorité est alors donnée à la recherche de pollen au détriment du nectar (Fewell et Winston, *op. cit.*). Cependant, cette forme d'organisation ne permet pas d'amoindrir les effets à court et long terme des phases de pénurie sur les THV de la colonie (Requier, 2013). Un apport régulier de pollen dans le temps et dans l'espace s'avère nécessaire (Requier, 2013).

La sélection d'une zone ressource dépend comme pour le nectar de nombreux critères : l'abondance, la distance, l'accessibilité, la taille et la forme des grains, la « digestibilité », la présence de phago-stimulants, la teneur en nutriments, (Pernal et Currie, 2000 ; Pouvreau, 2004 ; Seeley, 1995). Toutefois cette teneur ne semble pas liée à la concentration en protéines (Pernal et Currie, 2001), les butineuses n'étant pas capables de les détecter (Maurizio, 1954 ; Pernal et Currie, 2002), et pouvant même favoriser des pollens à faible valeur nutritionnelle (Jay et Jay, 1993).

Au-delà des paramètres propres à la recherche de pollen et de nectar, des éléments « extérieurs » peuvent également influencer l'activité de butinage : des températures trop basses, inférieures ou égales à 12°C, un vent supérieur à 30 km/h, la pluie, et le niveau de luminosité (Pouvreau, *op.cit.*). Une colonie à forte population ayant tendance à maintenir la recherche de nourriture à plus basse température qu'une colonie plus faible.

- **Le rapport à l'espace de l'abeille domestique**

Quelle communication des zones ressources ?

Afin de recruter des individus pour une nouvelle zone ressource, l'abeille pionnière ou prospectrice communique lors de son retour à la ruche, un ensemble d'informations : l'odeur, la distance, l'orientation, la qualité et l'abondance de la source (Von Frisch, 1955 ; Guerriat, 2000 ; Seeley, *op.cit.*). Elle peut également par l'usage de la glande de Nasanov laisser une trace facilitant l'identification du lieu de butinage pour les nouvelles recrues (Guerriat, *op.cit.*).

Ces informations sont transmises par un système de danses et par trophallaxie. La « danse en rond » est exécutée par les prospectrices ayant trouvé une source de nourriture à moins de 80 m de la ruche (Von Frisch, *op.cit.*). Plus celle-ci est riche (forte concentration en sucre) et abondante plus la danse est vive et longue et inversement (Von Frisch, *op.cit.* ; Clément *et al.*, 2011).

Les « coordonnées » de la source, sont communiquées par la « danse frétilante » ou « danse en huit », lorsque cette dernière se situe à plus de 80 m de la ruche. Les oscillations de l'abdomen indiquent la distance à parcourir (une oscillation correspondant à environ 75 m). La direction de l'axe central de la danse est

située par rapport à la position du soleil et informe quant au sens à suivre pour atteindre la zone de butinage. Elle est réajustée au fur et à mesure de la journée (Seeley, 1995 ; Pouvreau, 2004). Plus une source est loin plus le rythme de la danse est lent.

Distances de butinage et orientation

Les distances de butinage varient selon les besoins de la colonie, la saison, les conditions climatiques, la disponibilité de la ressource, la densité de population (Pouvreau, 2004 ; Beekman *et al.*, 2004 ; Seeley, *op.cit.*) et la structure du paysage (Steffan-Dewenter et Kuhn, 2003 ; Steffan-Dewenter *et al.*, 2002). En période de disette celles-ci ont tendance à augmenter (Schneider et McNally, 1993 ; Beekman et Ratnieks, 2000). En temps normal, les ressources de proximité situées à moins de 1 km sont privilégiées, quelle que soit la taille de la population (Pouvreau, *op. cit.* ; Seeley, *op.cit.*). Dans un environnement où nectar et pollen sont abondants les distances moyennes de butinage sont de 2 km et 90 % des « danseuses » se concentrent dans un rayon inférieur à 5 km ce qui représente une aire d'exploitation de près de 80 km² (Beekman et Ratnieks, *op.cit.*). Lorsque les ressources se raréfient, les distances augmentent et les butineuses peuvent aller jusqu'à 10 voire 12 km, selon le contexte paysager (Levin, 1961 ; Gary *et al.*, 1978 ; Seeley, *op.cit.* ; O'Neal et Waller, 1984). Selon Pouvreau (*op. cit.*) la distance moyenne de butinage d'un paysage x, est de 3 km. On constate cependant des variations importantes selon les travaux. À travers leurs expériences en milieu forestier tempéré, Visscher et Seeley (1982) évaluent cette distance moyenne à 2 260 m, contre 1 526 m selon Steffan-Dewenter et Kuhn (*op. cit.*) en contexte paysager agricole et 534 à 1 138 m en environnement urbain (Waddington *et al.*, 1994). Les distances parcourues varient donc selon la nature du paysage, mais également en fonction de sa structure spatiale. Steffan-Dewenter et Kuhn (*op. cit.*) ont constaté que les distances liées à la collecte de pollen sont plus importantes dans les paysages agricoles simples (grand parcellaire, faible présence d'habitats semi-naturels) que complexes (inversement). Cette tendance s'accroît lors de la période de disette en juin. Pour la recherche de nectar, Steffan-Dewenter et Kuhn (*op. cit.*) ont constaté des différences non pas en fonction de la structure du paysage, mais de la saison et des colonies elles-mêmes (Steffan-Dewenter et Kuhn, *op. cit.*).

Enfin, malgré les importantes distances parcourues, les butineuses ne s'orientent que vers une ou deux directions négligeant le reste du paysage ainsi que les ressources potentiellement disponibles (Pouvreau, *op.cit.* ; Seeley, *op.cit.*). L'activité de butinage nécessite pour les plus jeunes recrues un vol « d'orientation » permettant d'apprendre à localiser la ruche dans l'espace et à prendre connaissance via différents repères, de la morphologie du paysage (constitution d'une forme de cartographie mentale de l'espace), (Tautz, 2009 ; Srinivasan, 2010).

L'aire de butinage

Enfin, la dimension de l'aire de butinage d'une ouvrière (individuelle), est généralement de petite taille à l'inverse de l'aire globale couverte par la colonie. Celle-ci varie en fonction de la densité de fleurs, de la teneur en nectar et ou en pollen, et du niveau de compétition avec d'autres espèces pollinisatrices (Pouvreau, 2004). Les ouvrières, au cours de voyages successifs, retournent vers les mêmes plantes déjà visitées, jusqu'à épuisement de la ressource ou jusqu'à atteindre le seuil maximal de profit énergétique possible. Lorsque les sécrétions nectarifères sont abondantes, l'aire butinée est spatialement réduite, et inversement (Pouvreau, *op.cit.* ; Seeley, 1995). Ainsi dans un verger, les abeilles préféreront butiner sur des arbres situés les uns à côté des autres plutôt que de passer dans la rangée d'à côté (Pouvreau, *op. cit.*).

1.1.3. Étude des interactions entre les pollinisateurs et les zones de ressources trophiques en contexte paysager agricole

La disponibilité et la répartition de la ressource floristique conditionnent le rapport à l'espace et la dynamique de développement des pollinisateurs (Requier, 2013 ; Odoux *et al.*, 2014). Des apports polliniques et nectarifères diversifiés (polyfloraux), en quantité, de qualité et à proximité du rucher sont nécessaires pour contribuer à la pérennisation de l'abeille domestique au sein des paysages agricoles « intensifs » (Odoux *et al.*, 2012 ; Decourtye *et al.*, 2010). Or, leur organisation et composition spatio-temporelle actuelle ne permettent plus de répondre à une telle nécessité. La prise de conscience du stress nutritionnel généré par l'absence ou la raréfaction des ressources floristiques, bien que récente, tend à prendre de l'ampleur (Naug, 2009 ; Requier, *op.cit.*). Plusieurs

études questionnent l'exploitation de ces ressources par différents pollinisateurs, en milieu agricole, afin d'identifier les éléments et les matrices paysagères les plus favorables à leur maintien. Une grande majorité est issue de l'écologie et porte sur les pollinisateurs sauvages. Ces études sont menées à des échelles spatiales (de la parcelle au paysage) et temporelles différentes, à l'aide de méthodologies d'observations variées. Les résultats de ces travaux permettent :

- une meilleure compréhension de l'impact des paysages agricoles sur le maintien des pollinisateurs
- l'apport d'éléments de réflexion quant à l'identification des composantes voire des structures paysagères plus adaptées pour répondre aux besoins alimentaires des colonies.

Toutefois, ces approches restent encore incomplètes.

1.1.3.1. Une diversité d'échelles spatiales d'analyse

- **Une approche à l'échelle de l'habitat**

De nombreux travaux ont évalué l'intérêt spécifique de certains habitats ou éléments paysagers dans l'apport de ressources trophiques sans considérer les effets liés à l'ensemble de la matrice paysagère. Ainsi Lagerhöf *et al.*, (1992), Hopwood, (2008), Dover *et al.*, (2000) et Carvalheiro *et al.*, (2011) démontrent le rôle stratégique des plantes adventices et rudérales dans et autour des parcelles voire le long des bords de route et chemins, dans l'apport de ressources floristiques alternatives aux cultures, favorables aux pollinisateurs sauvages comme domestiques. D'après les travaux de Ricketts *et al.* (2008), Hannon et Sisk (2009), Rollin *et al.* (2013), Bailey *et al.* (2014) les habitats naturels et semi-naturels ligneux permettent également d'abriter une importante diversité d'espèces végétales, abondantes et dont la floraison s'échelonne tout au long de la saison, en milieu tropical comme en milieu tempéré. La raréfaction de cette ressource trophique en milieu agricole a parallèlement favorisé la mise en place de MAE à destination des abeilles sauvages et domestiques. Leur intérêt a été observé dans plusieurs pays européens tels qu'aux Pays-Bas via la mesure

« *botanical-agreement*⁴³ » (Kleijn *et al.*, 2004), ou en France via les jachères fleuries et apicoles d'intérêt cynégétique (Decourtye *et al.*, 2007 ; Decourtye *et al.*, 2008). L'apport en ressource floristique des cultures entomophiles telles que le colza, le tournesol, le trèfle, le luzerne (*Medicago sp.*), ou encore l'eucalyptus, le café, a été démontré et étudié (Carré, 2008 ; Carré *et al.*, 2009 ; Rollin *et al.*, 2013 ; Le Féon ; 2010 ; Klein *et al.*, 2003 ; Hilgert-Moreira *et al.*, 2014).

- **Une approche à l'échelle du système de culture**

D'autres travaux appréhendent la question de la ressource floristique à une échelle spatiale supérieure, celle du système de culture. Ainsi Holzschuh *et al.* (2007) constatent une plus grande abondance et diversité de pollinisateurs en bordure de parcelles de céréales conduites en agriculture biologique plutôt qu'en système conventionnel. L'effet positif du système biologique est lié d'après les auteurs à une plus grande abondance et diversité de ressources florales induites par l'absence d'herbicides et de fertilisants minéraux. Le projet POLINOV a permis quant à lui, d'évaluer l'intérêt de « systèmes de cultures innovants » en zone de céréaliculture intensive, en intégrant des cultures entomophiles dans la rotation, (Decourtye *et al.*, 2012 ; 2013). Deux systèmes ont émergé : l'un associant rotations innovantes (parcelles de chanvre *Cannabis sp.* et de luzerne *Medicago sp.*) et réduction de l'usage de pesticides ; l'autre combinant ces mêmes rotations à la présence de bandes fleuries (Decourtye *et al.*, 2013)

D'après les travaux cités précédemment la valorisation de la ressource floristique destinée à favoriser le maintien des abeilles et autres pollinisateurs en milieu agricole se traduit soit par la préservation d'habitats semi-naturels, soit par la mise en place d'aménagements spécifiques (jachères, rotations etc...) à des échelles spatiales réduites (locales). Pourtant selon Kleijn *et al.* (2004), une répercussion positive de ces aménagements et ou habitats est étroitement dépendante du contexte paysager dans lequel ils s'inscrivent. Tschardtke *et al.*, (2005b), montrent ainsi que les répercussions des MAE en terme de valorisation de la biodiversité auront d'avantage d'impacts au sein de structures paysagères simples (faible présence d'éléments non cultivés, homogénéisation de l'espace)

⁴³ Cette mesure consiste à limiter le drainage de parcelles ou bordures de parcelles, le réensemencement ou encore la fertilisation

que complexes (inversement). Le Féon (2010) fait état d'une augmentation de l'abondance et de la richesse spécifique des abeilles solitaires en bordure de parcelles de colza lorsque la disponibilité de la ressource floristique s'amointrit dans le paysage environnant. Enfin Steffan-Dewenter *et al.* (2002) constatent une plus forte abondance des abeilles domestiques sur des parcelles expérimentales de fleurs, à mesure que les surfaces d'habitats semi-naturels diminuent dans le paysage environnant.

Étudier l'intérêt de certains éléments ou systèmes de cultures pour les pollinisateurs sauvages et ou domestiques nécessite une prise compte de l'ensemble de la matrice paysagère environnante. Malgré tout, celle-ci reste encore partielle considérée.

- ***Une approche à l'échelle du paysage***

Nombre d'approches questionnent la relation des pollinisateurs à l'espace et ainsi à la ressource trophique, à l'échelle paysagère. Mais la définition et l'analyse du paysage, qui dans le cadre de notre recherche se place comme concept fondateur (défini ultérieurement), est souvent ambiguë ou partielle.

Celui-ci est parfois considéré comme une simple échelle d'analyse, supérieure à l'habitat ou à l'écosystème. Taki *et al.* (2007) évaluent par exemple la richesse et l'abondance des communautés de pollinisateurs au sein de différentes matrices paysagères, caractérisées par la seule proportion de forêt, le restant de la matrice étant considéré comme homogène. Holzschuh *et al.* (2008) conduisent le même type d'étude en évaluant les répercussions liées à une augmentation de la proportion de parcelles biologiques dans le paysage. Les effets de structure et de composition ne sont pas analysés. D'autres recherches prennent en compte la nature du contexte paysager, mais souvent seule la dimension composite obtenue par l'inventaire des différents éléments paysagers et la mesure de leurs surfaces respectives, est considérée. En zone de céréaliculture intensive, Requier (2013) montre l'impact de la dynamique spatio-temporelle des ressources floristiques sur l'écologie de l'abeille domestique (THV). Toutefois il ne caractérise pas, ni n'évalue réellement l'effet de l'organisation spatiale de la matrice paysagère (fragmentation, connectivité, hétérogénéité etc.). Le constat est similaire lorsqu'il s'agit de comparer différents types de « structures paysagères »

(simples / complexes et ou homogènes / hétérogènes). Le degré de complexité ou d'hétérogénéité est caractérisé soit par la surface des cultures (Holzschuh *et al.*, 2007) soit par celle des espaces semi-naturels pérennes (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002). À l'inverse certains travaux ne considèrent que les effets de structure et évaluent par exemple l'impact de la fragmentation du paysage et de l'isolement des habitats semi-naturels (donc des zones ressources) sur l'abondance et la diversité des pollinisateurs sauvages (Steffan-Dewenter *et al.*, 2006). A notre connaissance, seule l'étude de Le Féon (2010) analyse les répercussions de la structure et de la composition du paysage sur l'utilisation de l'espace de deux communautés d'insectes pollinisateurs (syrphes et abeilles). Les mesures d'abondances et de richesses relevées renseignent de manière indirecte sur les distances de butinage et les éléments paysagers butinés. Malgré la faible diversité de ce type d'approche certaines matrices paysagères agricoles de type bocagère ou avec une forte présence d'habitats semi-naturels pérennes (complexes) ont été identifiées comme étant plus favorables au maintien des pollinisateurs sauvages (Le Féon, 2010; Steffan-Dewenter *et al.*, 2002 ; Ricketts *et al.*, 2008) et domestiques (Steffan-Dewenter et Kuhn, 2003), que les matrices simples ou de type openfield.

1.1.3.2. Une diversité d'échelles temporelles

Les variations quant à la durée d'observation en plein champs (approches empiriques) des interactions pollinisateurs / ressources, s'opèrent à travers deux échelles temporelles emboîtées: la saison et l'année. La période d'activité de nombre de pollinisateurs dont en priorité l'abeille domestique, se situe entre le début du mois de mars et la fin du mois d'octobre. Mais, peu de travaux questionnent l'ensemble de ce cycle.

Au cours d'une saison, la durée des observations peut se limiter à la période de floraison d'une seule source comme le colza, le trèfle, le tournesol, l'eucalyptus, le pamplemousse etc. (Le Féon, *op.cit.* Hilgert-Moreira *et al.*, 2014 ; Chacoff et Aizen., 2006 ; Steffan-Dewenter *et al.*, 2002 ; Carvalheiro *et al.*, 2011 ; Bailey *et al.*, 2014 ; Decourtye *et al.*, 2008) ; varier en fonction de certains paramètres saisonniers comme la mousson (Hannon et Sisk, 2009), des périodes de floraison successives (Rollin *et al.*, 2013) ou ne prendre en compte que la plus forte

période de floraison, toutes espèces confondues (Steffan-Dewenter et Kuhn, *op.cit.*). Une dernière approche consiste à réaliser les observations tout au long de la phase d'activité (hors hivernage) du ou des pollinisateur(s) étudié(s) (Odoux *et al.*, 2012 ; Requier, 2013 ; Rhoné, sous presse ; Odoux *et al.*, 2014 ; Steffan-Dewenter *et al.*, 2001).

Au-delà d'un suivi saisonnier, des répétitions sur plusieurs années s'avèrent nécessaire pour valider les tendances observées. Pourtant la majorité des études ne portent souvent que sur une, deux années, voire trois années. À notre connaissance, seuls les travaux menés par l'INRA du Magneraud en collaboration avec le CNRS de Chizé sur la zone Atelier Plaine et Val de Sèvre (Poitou-Charentes, France) ont permis de réaliser des observations supérieures à deux années qui plus est, couvrant l'ensemble de la saison (Odoux *et al.*, 2014 ; Requier, *op.cit.*). Cette étude comporte actuellement sept années d'observations consécutives.

1.1.3.3. Une diversité de méthodes d'observation

Enfin différentes méthodes ont été mises au point pour permettre l'observation du rapport des pollinisateurs à l'espace, via la ressource (Figure 15.a). Celles mises en œuvre pour les pollinisateurs sauvages consistent le plus souvent à effectuer un suivi de l'abondance et de la richesse spécifique des différents insectes à l'aide de points de captures et d'observation (Le Féon, *op.cit.*), de transects (Hannon et Sisk, 2009 ; Rollin *et al.*, 2013), ou d'ilots fleuris répartis en un ou plusieurs endroits de la matrice paysagère (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002), aléatoirement ou à différentes distances d'un élément spécifique (une forêt, une lisière, une culture etc.), (Chacoff et Aizen, 2006 ; Steffan-Dewenter et Tscharntke, 2000 ; William et Kremen, 2007).

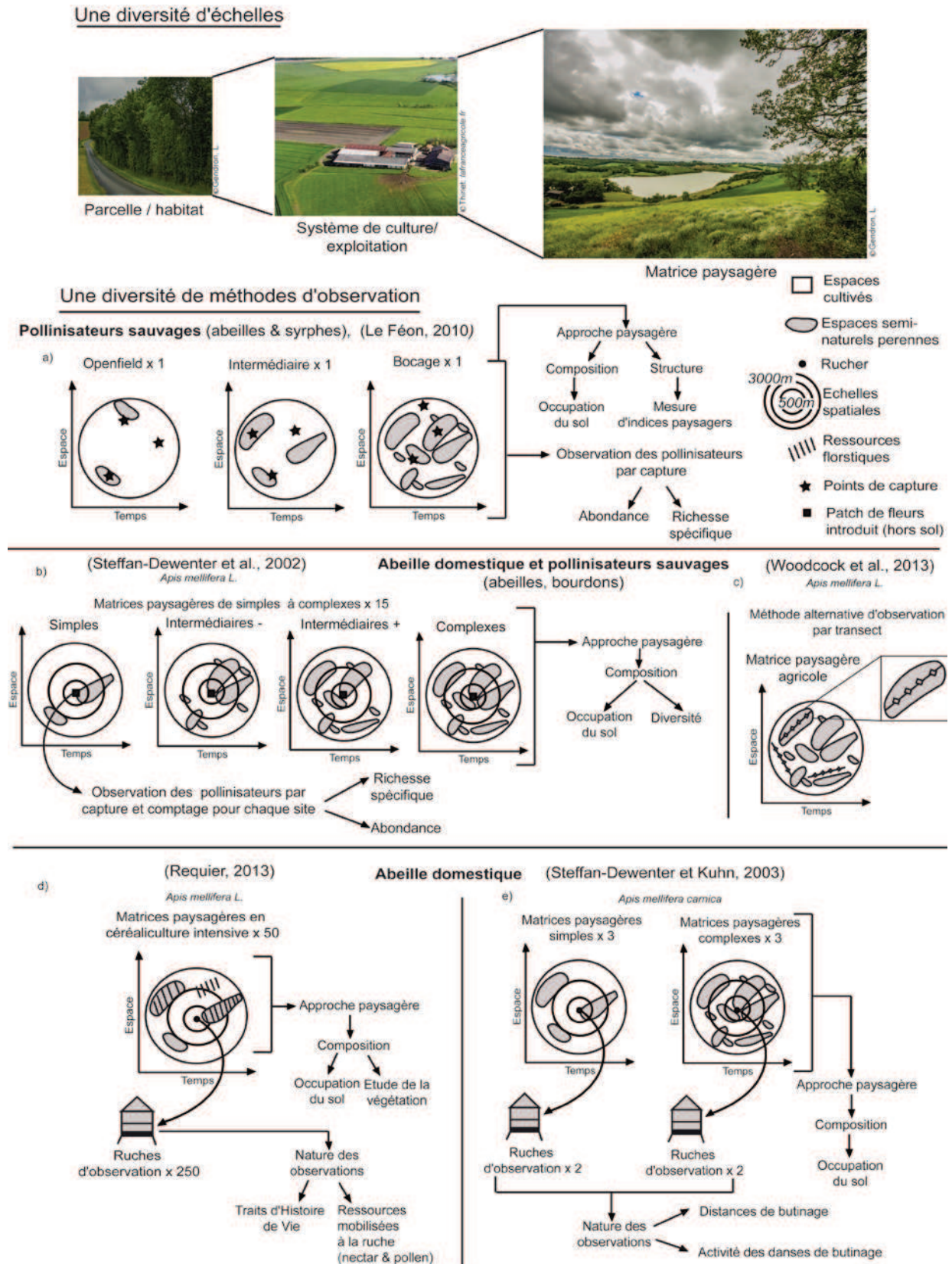


Figure 15 : Une pluralité d'approches du rapport des pollinisateurs aux zones de ressources trophiques

Pour ce qui est de l'abeille domestique nous avons pu identifier trois types de méthodes d'observation réparties en deux catégories : celles menées dans le paysage, et celles à la ruche. Les premières consistent à relever l'abondance des butineuses en un ou plusieurs points fixes (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002 ; Seeley, 1995) ou à l'aide de transects (Carvalho *et al.*, 2011 ; Woodcock *et al.*, 2013). Les observations pouvant être réalisées au centre de la matrice ou à différentes distances de celui-ci ; sur des patchs de fleurs volontairement introduits ou à partir d'éléments paysagers existant (Figure 15.b et 14.c). L'information obtenue permettant de renseigner sur le niveau de fréquentation d'une ressource et ainsi son degré d'attractivité.

Les observations menées à la ruche peuvent uniquement porter sur l'analyse des danses réalisées par les butineuses pour communiquer l'emplacement d'une ressource (Steffan-Dewenter et Kuhn, 2003 ; Figure 15.e). Cette méthode permet d'obtenir des informations précises concernant la distance entre la ressource et la ruche, sa qualité et ses « coordonnées » spatiales. Une deuxième approche plus fastidieuse mais plus complète consiste à effectuer des prélèvements de pollens et de nectar à la ruche (Dimou et Thrasyvoulou, 2007 ; Requier, 2013 ; Odoux *et al.*, 2012 ; Louveaux, 1958), et à réaliser différentes mesures au sein même de la colonie afin de caractériser les THV (Requier, op.cit. ; Odoux *et al.*, 2014 ; Vaudo *et al.*, 2012). Les informations obtenues renseignent sur la diversité des ressources mobilisées, leur qualité nutritive et l'impact du butinage sur la dynamique de développement de la colonie. Les détails de ces méthodes, adoptées dans le cadre de cette étude, seront approfondis ultérieurement.

L'ensemble des travaux exposés précédemment permet de confirmer un effet structurel et composite du paysage sur la dynamique et le maintien des pollinisateurs en milieu agricole.

1.1.3.4. Les limites des méthodes d'analyses

Toutefois deux limites importantes s'imposent, d'une part les approches paysagères proposées restent souvent partielles et d'autre part la disponibilité des ressources trophiques issues des espaces semi-naturels et l'intérêt qu'y portent les colonies d'abeilles domestiques tout au long de la saison - en comparaison des autres éléments paysagers - restent encore mal connus. Steffan-Dewenter et

Kuhn (2003) ont montré qu'une présence accrue de ces espaces favorise une réduction des distances de butinage et augmentent l'intensité des danses. Cependant ces résultats ne permettent pas de connaître la contribution spécifique de chacun des éléments constitutifs, la composante paysagère semi-naturelle, ni au cours de la saison, ni en fonction de différents contextes agricoles. D'après Requier, (*op.cit.*) et Odoux *et al.*, (2012), en zone de céréaliculture intensive, les prairies sont nettement moins butinées que les éléments boisés. On peut donc supposer que l'intérêt des colonies varie fortement en fonction des types d'espaces semi-naturels présents, de leur nature, de leur organisation spatiale etc.

Parmi la diversité d'habitat qui les constitue, (prairies permanentes, haies, friches, bords de route, bords de parcelles, bois, lisières, ripisylves, pré-vergers, etc) la composante ligneuse est un des rares éléments pérennes du paysage, peu exposé à l'emploi de pesticides, et aux remaniements successifs (Decourtye *et al.*, 2010 ; Hannon L *et al.* 2009 ; Baudry *et al.* 2000 ; Boutin *et al.* 2002). La complémentarité des strates de végétation (arborée, arborescente, arbustive, lianescente et herbacée) y permet l'essor de ressources nectarifères et pollinifères diversifiées et relativement abondantes (Rollin *et al.*, 2013 ; Baudry et Jouin, 2001 ; Boutin *et al.*, *op.cit.*). La variabilité de l'exposition et de la physionomie des espaces ligneux, peut se traduire pour une même espèce floristique par un décalage phénologique, voire un allongement de la durée de floraison, favorable à la biodiversité (Baudry et Jouin, *op.cit.*). Les haies abritent une flore spontanée similaire à celle des bordures de champs ou de route, (Mc Collin *et al.*, 2000) tout comme les lisières de bois, les bosquets et les forêts (Corbit *et al.*, 1999). Les ligneux produisent un effet imitatif vis-à-vis d'autres éléments paysagers plus exposés au phénomène d'anthropisation (Corbit *et al.*, 1999). De plus, la présence d'arbres limite le passage d'engins pour la fauche, ou l'application d'herbicides. Moins perturbés ils permettent de maintenir une ressource floristique « tampon » face à la variabilité à laquelle sont confrontés les autres éléments paysagers. La reconversion accrue des prairies permanentes en prairies temporaires semées de *ray-grass* ou en parcelles cultivées, la suppression de la jachère obligatoire à partir de 2008, la fauche récurrente des bords de routes et des parcelles génèrent une forte irrégularité dans l'apport de

ressources trophiques et ainsi une nette réduction de l'intérêt pollinifère et nectarifère des espaces semi-naturels herbacés.

Afin d'étudier l'impact de l'organisation des paysages agricoles sur la dynamique de développement des colonies d'abeilles domestiques, il nous a donc semblé pertinent de questionner tout particulièrement le rôle de la composante ligneuse au regard des autres éléments paysagers, dans l'apport de ressources trophiques.

1.1.4. La composante ligneuse : un potentiel de ressources trophiques et d'habitats pour les pollinisateurs sauvages et domestiques

La composante ligneuse désigne ici l'ensemble des éléments arborés, arborescents, arbustifs, lianescents du paysage et la strate herbacée associée, (7), (Photo 2). Cette composante comprend les ligneux forestiers et hors forêts issus des espaces semi-naturels et naturels : forêts (2), bois (3), bosquets (3), ripisylves (9), arbres isolés (5), saulées (8), arbres agroforestiers (11) (à différencier de la sylviculture), friches (13), haies (1, 4, 6, 12), accrus et recrus forestiers, pré-vergers (10), (Photo 2).

Il semble pertinent de questionner le rôle de la composante ligneuse pour l'abeille domestique, en contexte paysager agricole, quand on sait que :

- la disponibilité des ressources trophiques varie fortement au cours de la saison ;
- les populations d'abeilles sont confrontées à de fortes périodes de disette ;
- les apports en nectar sont étroitement dépendants des surfaces et de la floraison des cultures de colza et de tournesol (de courte durée) ;
- cette composante semble présenter *a priori* un potentiel floristique intéressant encore peu étudié.

À ce jour la majorité des travaux existant portent sur le cas des abeilles sauvages sociales et solitaires, très peu sur l'abeille domestique *Apis mellifera L.*



Photo 2 : La composante ligneuse, une pluralité de formes

1.1.4.1. Apports de la composante ligneuse pour les abeilles sauvages

Aux États-Unis, Hannon et Sisk, (2009) ont constaté que les abeilles sauvages mobilisent de manière importante les ressources floristiques des haies, notamment en période de pré-mousson. Ces espaces sont également utilisés à des fins de nidification. En France, au printemps, en zone de céréaliculture intensive Rollin *et al.* (2013) ont observé une plus grande concentration d'abeilles sauvages dans les éléments boisés que dans les parcelles cultivées. D'après Croxton *et al.* (2002), Kells *et al.* (2001) ou encore Svensson *et al.* (2000), les bourdons butinent d'avantage dans la strate herbacée associée aux éléments ligneux, qu'au sein des parcelles cultivées adjacentes. Enfin Le Féon (2010) a observé une corrélation positive entre la quantité de haies disponible dans le paysage et la richesse spécifique d'abeilles sauvages solitaires. Toutefois, sur l'ensemble de la saison, la richesse totale d'espèces cumulée, semble plus importante au sein des parcelles cultivées que dans les éléments ligneux (Hannon et Sisk, *op.cit.*). Winfree *et al.* (2007) font le même constat dans le New Jersey aux États-Unis, à l'inverse d'Aizen et Feinsinger (1994) pour qui cette richesse (observée en Argentine) paraît plus élevée dans les fragments de bois que dans les cultures. L'intérêt des ligneux varie donc au cours de la saison, selon la nature des parcelles adjacentes cultivées, le contexte paysager mais également d'un type d'élément ligneux à l'autre voire au sein d'un même type (friche, haie, bois, bosquet, ripisylve, etc.). Selon Hannon et Sisk (*op.cit.*) les haies abritent une plus grande richesse et abondance d'espèces d'abeilles sauvages que les bois. Bailey *et al.* (2014) ont constaté que l'intérêt des lisières varie selon leur exposition et les espèces d'abeilles observées.

Bien qu'elle ne suffise pas la composante ligneuse semble permettre de couvrir une partie des besoins élémentaires (nidification *et* alimentation) dont dépendent les abeilles sauvages pour se maintenir en contexte paysager agricole. Le restant des apports nécessaires étant apporté par les autres éléments tels que les bords de route, les bordures de parcelles, les cultures, les jardins, etc. tout au long de la saison (Hannon et Sisk, 2009 ; Winfree *et al.*, 2007).

L'intérêt complémentaire et évolutif dans le temps et dans l'espace des différents « compartiments » paysagers, rend nécessaire : l'appréhension de la composante

ligneuse à une large échelle spatio-temporelle (le paysage et la saison) ; sa mise en regard avec les autres éléments paysagers.

Enfin, au-delà d'une approche purement conservatoire et dans une perspective plus économique, plusieurs études ont constaté une amélioration de la pollinisation des cultures situées à proximité des éléments ligneux. Une augmentation de la distance entre ligneux et parcelles amoindrit donc le service de pollinisation et inversement. Bailey *et al.* (2014) ont observé une plus grande abondance et richesse spécifique d'abeilles sauvages dans les parcelles de colza attenantes aux lisières de forêts. Les éléments ligneux en milieu agricole agissent ainsi comme des réservoirs de pollinisateurs dont les parcelles de cultures peuvent directement bénéficier. Cette tendance se vérifie aussi bien en milieu tropical agroforestier, non agroforestier (De Marco et Coelho, 2004 ; Blanche *et al.*, 2006 ; Chacoff et Aizen, 2006 ; Klein *et al.*, 2003) qu'en milieu tempéré (Arthur *et al.*, 2010 ; Watson *et al.*, 2011 ; Bailey *et al.*, *op.cit.*).

D'après ces nombreux travaux, le rôle des ligneux, en tant que zone de nidification et réservoir de ressources floristiques et de pollinisateurs pour les cultures semble avéré du point de vue des abeilles sauvages. Mais qu'en est-il pour l'abeille domestique (*Apis mellifera* L.) ?

1.1.4.2. Les apports de la composante ligneuse pour les colonies d'abeilles domestiques

Pour couvrir ses besoins nutritionnels, l'abeille domestique nécessite une importante diversité florale, comme cela a déjà été largement évoqué. Or, à ce jour et à notre connaissance, aucune étude n'a encore tenté d'évaluer la contribution spécifique de la composante ligneuse dans l'apport de ressources pollinifères et nectarifères en milieu agricole ni son impact sur les THV des colonies, en fonction de contextes paysagers distincts. Malgré tout, les travaux d'Odoux *et al.* (2012) permettent déjà d'émettre quelques hypothèses quant au potentiel trophique des ligneux. L'analyse de pelotes de pollens collectées durant toute une saison en zone de céréaliculture intensive par dix colonies d'abeilles domestiques (*Apis mellifera* L.) a permis de constater une forte contribution de la composante ligneuse, à hauteur de 32,2 % contre 62 % pour les cultures (adventices incluses), 4,5 % pour les prairies et 1,3 % pour les jardins. Le plus

grand apport des ligneux semble avoir lieu au printemps grâce (entre autre) aux Cornouillers (*Cornus sp.*), Frênes (*Fraxinus sp.*), à certains fruitiers du genre *Prunus*, et durant la floraison du colza (*Brassica napus*). Arbres isolés, lisières et haies représentent alors environ 50 % des espèces butinées. Le lierre (*Hedera sp.*), permet un regain d'intérêt pour les ligneux en période automnale. Les prairies ne sont butinées que lorsque les ressources issues des autres éléments paysagers sont faibles. Parallèlement, ces travaux mettent en évidence la qualité de certains pollens issus de la composante ligneuse, comme celui des ronces (*Rubus sp.*), dû à sa forte teneur en sucres, voire du cornouiller pour sa grande concentration en protéines (Cette composante semble également couvrir une partie importante des besoins en lipides. Ces tendances sont confirmées par l'étude de Requier (2013) qui montre dans le même contexte paysager et sur 250 colonies suivies pendant 5 ans, le rôle prépondérant des adventices et de la composante ligneuse dans l'apport de ressources polliniques notamment en début de saison et en dehors des périodes de floraison des grandes cultures.

Malgré le potentiel trophique que semblent présenter les ligneux vis-à-vis de l'abeille domestique l'intérêt qu'ils suscitent dans le monde de la recherche reste encore à l'état de présupposés. Odoux *et al.* (2014) émettent l'hypothèse qu'un accès précoce (en début de saison) des abeilles domestiques aux ressources ligneuses, pourrait permettre de pondérer la chute de population observée à la fin de la première période de disette, et rendre les colonies plus résilientes⁴⁴ face aux fluctuations de la ressource trophique. À l'issue de sa thèse, Le Féon (2010) émet le même type de supposition quant aux abeilles sauvages pour lesquelles un paysage de bocage lié à une forte présence d'habitats semi-naturels devrait permettre une meilleure résilience des populations contrairement au paysage d'*openfield* où zones de nidification et ressources trophiques sont fortement réduites dans le temps et dans l'espace.

Ces deux hypothèses corroborent et soulignent l'enjeu lié à l'étude du rôle spécifique de la composante ligneuse en milieu agricole pour les pollinisateurs.

⁴⁴ Selon Da Lage et Métaillé (2000) la résilience désigne la capacité d'un écosystème à supporter des modifications affectant certaines variables de ses états, tout en conservant l'essentiel de ses propriétés. Ainsi un écosystème a une forte résilience si, par autorégulation, une modification notable de ces paramètres ne provoque pas un changement durable du système.

Cette composante semble d'autant plus pertinente à questionner quand on sait l'intérêt qu'elle peut parallèlement représenter pour l'agriculture, comme l'illustre de manière synthétique la Figure 16.

1.1.4.3. Contribution des ligneux pour l'agriculture et l'environnement

Situés en bordure ou au sein des parcelles, sous la forme d'arbres isolés, de haies, de lisières, etc., les ligneux permettent de répondre à une diversité d'enjeux liés tout autant à l'agriculture qu'à l'environnement. Ils contribuent entre autre au maintien de la production de denrées alimentaires, à la qualité du système de production (qualité des sols, maintien des auxiliaires de cultures), à la création de valeurs ajoutées, au maintien de zones refuges pour la faune et la flore, de zones de nidification et finalement au maintien de la qualité et du fonctionnement des paysages agricoles (Figure 16).

Les arbres et les haies en milieu agricole...

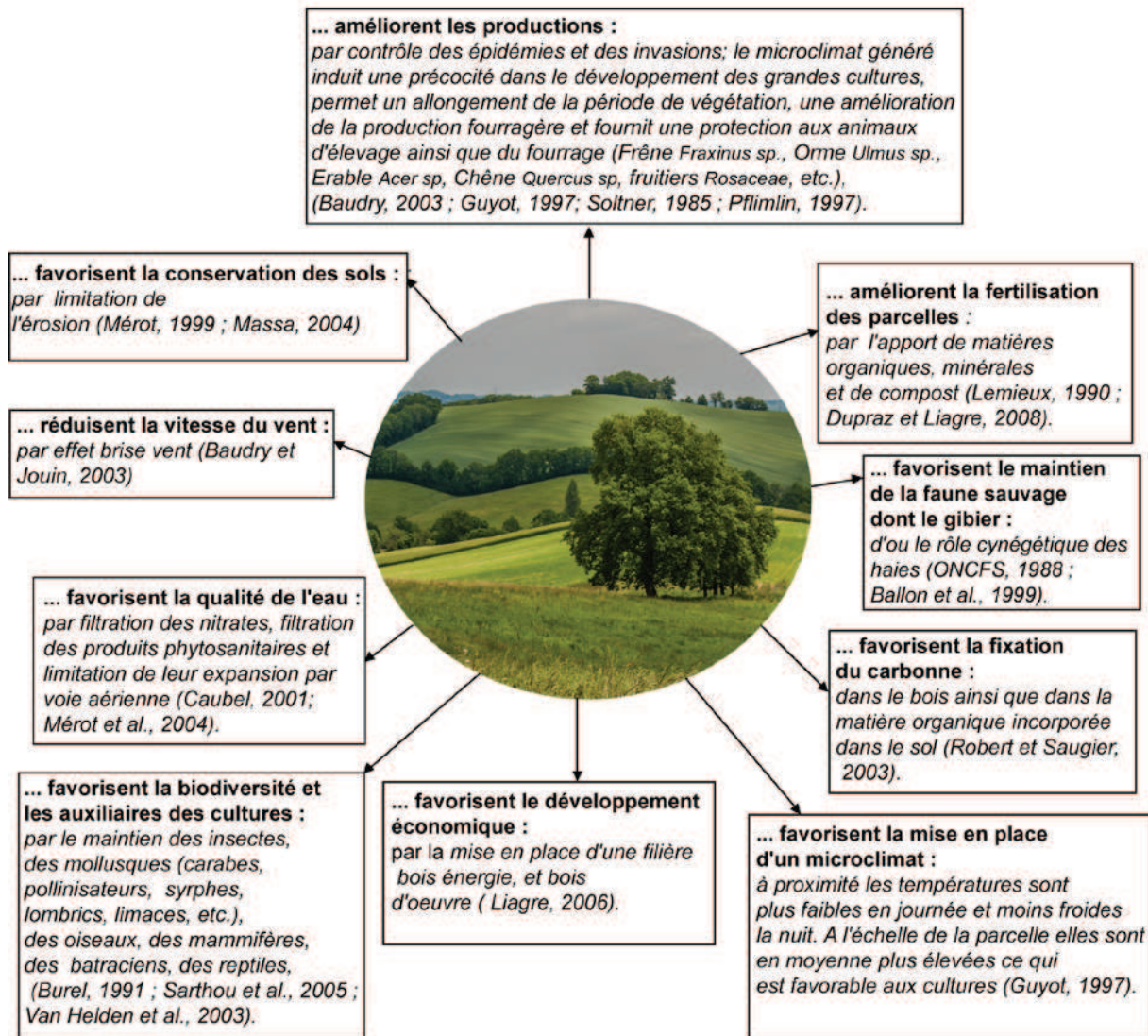


Figure 16 : Bilan des apports de la composante ligneuse à l'agriculture

La capacité des ligneux à répondre de manière concomitante à différents enjeux confère à cet élément un caractère multifonctionnel qu'il convient de questionner à l'échelle paysagère du point de vue de l'abeille domestique.

1.1.5. Question de recherche

1.1.5.1. Problématique

Plusieurs travaux ont montré une influence du contexte paysager sur le développement de l'agrobiodiversité et en particulier sur la disponibilité de la ressource trophique pour les pollinisateurs. Requier (2013) a également constaté une forte variabilité des espèces floristiques butinées par des colonies d'abeilles

domestiques tout au long de la saison au sein de différents ruchers situés en zone de céréaliculture intensive. Seules 29,3 % des espèces floristiques y ont été communément mobilisées. Ce dernier a donc pu constater un processus d'adaptation des colonies à leur environnement paysager. Cependant, aucune étude à ce jour n'a encore évalué dans un espace géographique considéré comme homogène (tel que la région agricole gersoise) les impacts liés à une présence croissante de ligneux dans le paysage, sur les THV des colonies. En partant du postulat que les conditions de vie qu'offre le paysage sont étroitement liées à la présence dans l'espace et dans le temps de cette composante (grâce à l'apport supposé important de ressources trophiques) nous posons la problématique suivante :

En quoi l'organisation spatio-temporelle de la composante ligneuse du paysage agricole impacte les THV des colonies d'abeilles domestiques de l'espèce *Apis mellifera* L. ?

Notre problématique s'organise autour de trois questions centrales détaillées répondant chacune à une hypothèse (Figure 17).

- La première questionne l'évolution du potentiel de ressources trophiques issu de la composante ligneuse, dans le temps et dans l'espace, au regard des autres éléments paysagers.
- La deuxième nous amène à nous interroger sur la façon dont les colonies mobilisent la composante ligneuse d'un point de vue spatio-temporel, au regard des autres éléments paysagers.
- Enfin, la troisième nous amène à nous interroger sur la façon dont la composante ligneuse impacte la dynamique de développement des colonies tout au long de la saison.

L'ensemble de notre démarche réflexive est synthétisée dans la figure ic-dessous (Figure 17).

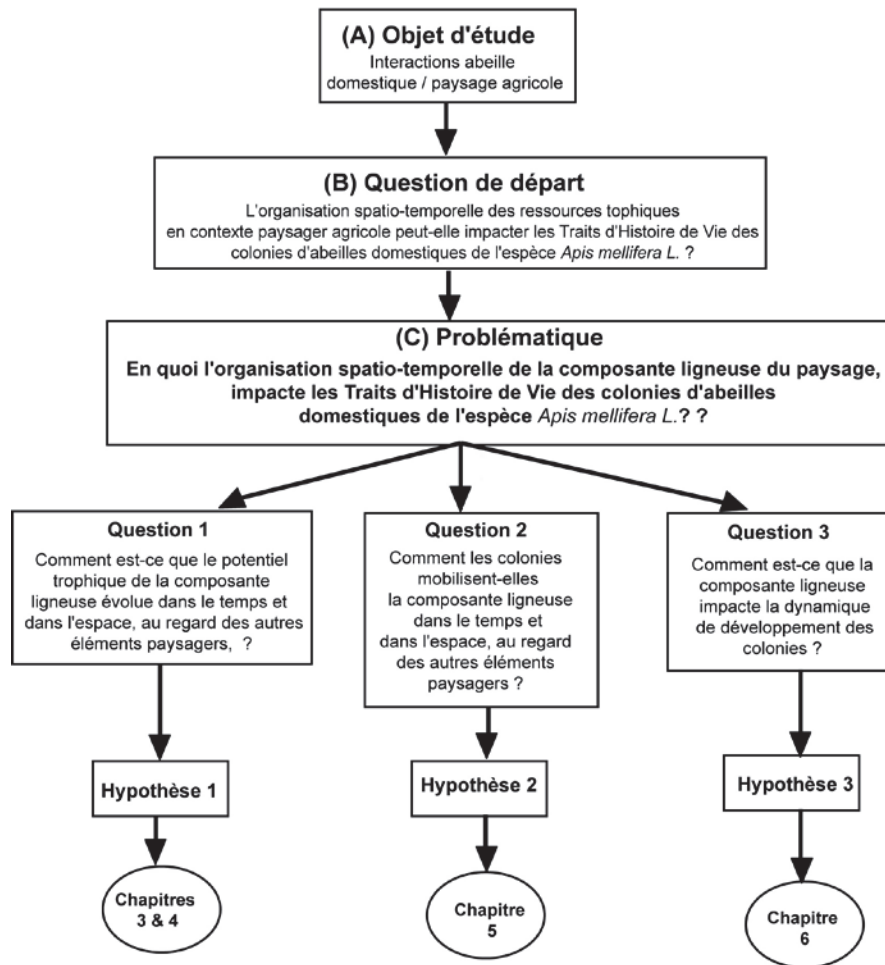


Figure 17 : Problématique de recherche

1.1.5.2. Hypothèses

Afin de répondre à la problématique de recherche énoncée, trois hypothèses ont été proposées, permettant d'appréhender différents aspects bien particulier de

- Une première hypothèse concerne la disponibilité de la ressource trophique en fonction du gradient d'ouverture *versus* fermeture du paysage. Nous supposons que plus la composante ligneuse est abondante, hétérogène, peu fragmentée et fortement connectée, plus la ressource trophique disponible à l'échelle de la mosaïque paysagère est importante et pérenne dans le temps et dans l'espace (Figure 18). Cette hypothèse se base notamment sur les comportements de butinage observés entre autre par Seeley (1995) et décrits précédemment. Celle-ci amène à appréhender la composition (formes d'occupation du sol), la configuration spatiale ainsi

que les ressources floristiques d'intérêt trophique disponibles au sein de cette composante (Figure 18).

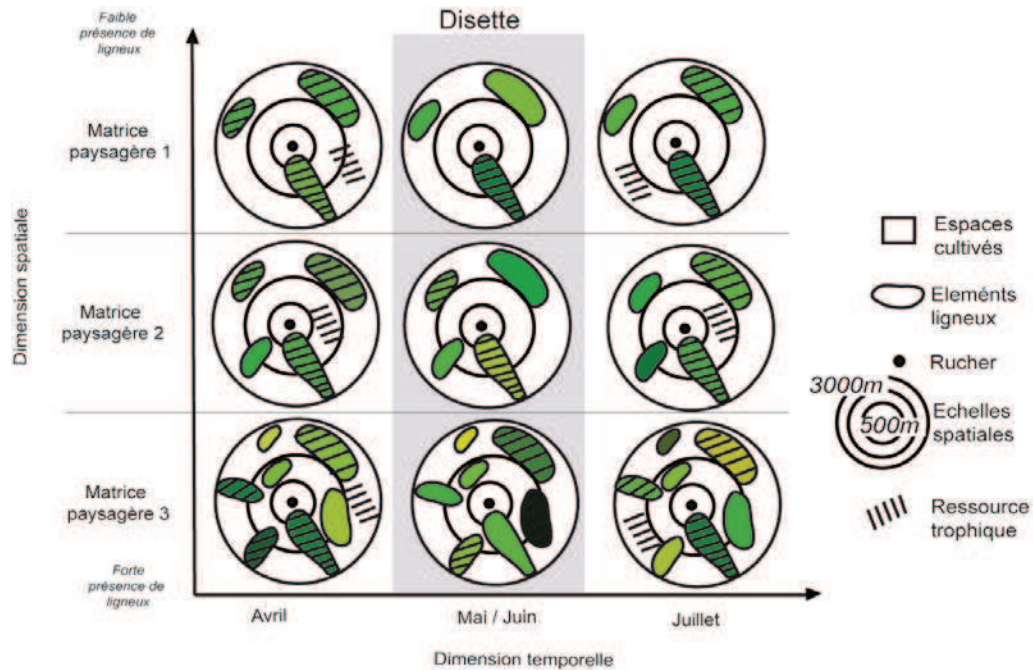


Figure 18 : Hypothèse 1 : la ressource trophique est conditionnée par la présence et l'organisation spatio-temporelle des ligneux.

- Une deuxième hypothèse concerne les stratégies de butinage mises en œuvre. Nous supposons au vu des besoins alimentaires de la colonie décrits au cours de l'état de l'art, que la composante ligneuse permet d'offrir d'importantes quantités et une large diversité de ressources nectarifères pollinifères notamment lors des périodes de disette en juin et en août après la floraison du colza et du tournesol.
- Une troisième hypothèse concerne l'adaptation des THV des colonies en fonction de différents contextes paysagers. Nous supposons qu'une présence croissante d'éléments ligneux dans le paysage permet une évolution régulière et dynamique des THV des colonies tout au long de la saison et une meilleure résilience de celles-ci face aux périodes de disette (Figure 19).

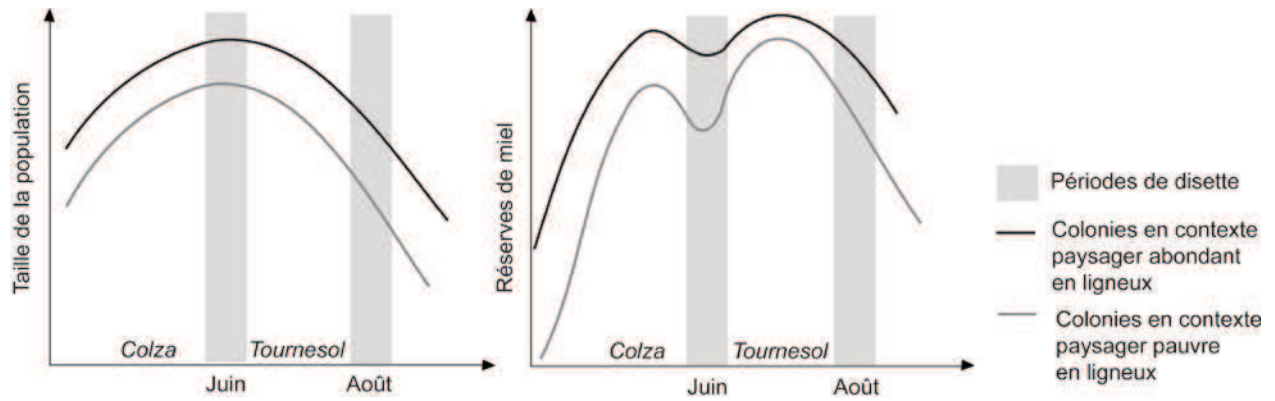


Figure 19 : Hypothèse 3 ; la composante ligneuse impacte positivement les THV des colonies.

1.1.5.3. Objectifs

Le premier objectif de ce travail consiste :

- d'une part à produire de nouvelles connaissances quant à la manière dont l'organisation spatio-temporelle du paysage conditionne la dynamique biologique et démographique des colonies (quels processus d'adaptation sont mis en place, quel est le rôle du paysage dans le fonctionnement des colonies) (Figure 20) ;
- d'autre part, à reconstituer le « paysage alimentaire » des colonies tout au long de la saison et en fonction de structures spatiales distinctes.

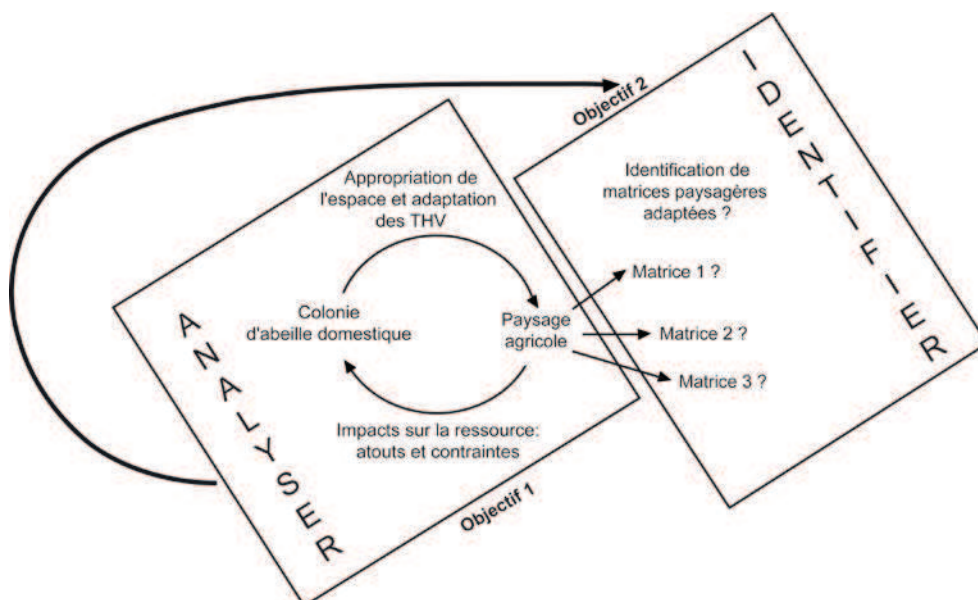


Figure 20 : descriptif des objectifs de l'étude

Le second objectif vise *in fine* à identifier les composantes paysagères clés pour l'apport de ressources trophiques complémentaires aux cultures, ainsi que les seuils ou les formes d'organisation paysagères (matrices) les plus adaptées au maintien durable des colonies (Figure 20).

1.1.5.4. Des structures paysagères théoriques

Afin d'étudier les répercussions de l'organisation de l'espace sur l'évolution des traits d'histoire de vie des colonies tout au long de la saison, nous avons défini d'un point de vue théorique, différents types de patrons ou mosaïques paysagères que nous souhaitons par la suite expérimenter et comparer via une approche empirique.

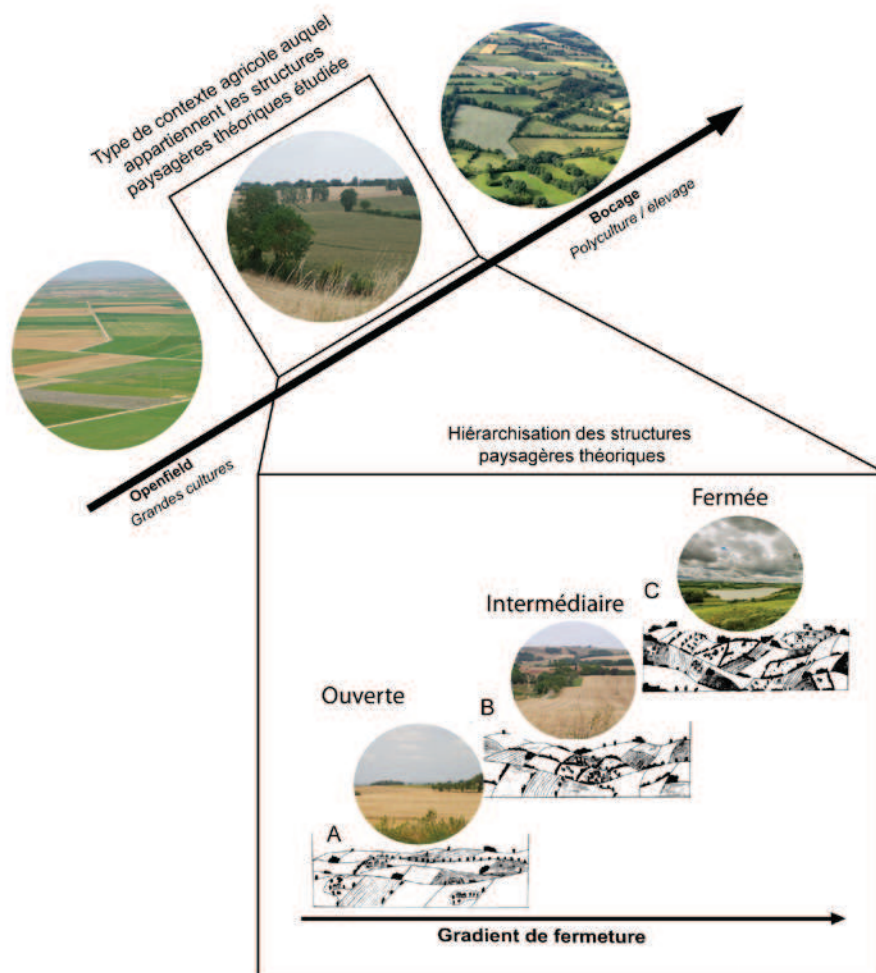


Figure 21 : Caractérisation des structures paysagères théoriques

Trois types de patrons ou structures paysagères ont été définis. Ces structures ont pour point commun d'être contenues dans une enveloppe géographique homogène

correspondant à la région agricole gersoise, dominée en grande majorité par de la grande culture et de la polyculture / élevage. Elles se répartissent en trois catégories selon un gradient de fermeture (type A, type B, type C) (Figure 21).

Trois conditions préalables étaient requises pour déterminer le choix des structures paysagères théoriques :

- un gradient de présence de la composante ligneuse,
- une répartition spatiale des ligneux, sur l'ensemble de la mosaïque paysagère,
- une certaine hétérogénéité de cette composante

1.2. Modèle d'analyse

Analyser les interactions entre l'abeille et le paysage nécessite au préalable une clarification du modèle d'analyse mobilisé via une définition du concept clé qu'est le « paysage » et de l'approche théorique et méthodologique qui l'accompagne.

1.2.1. Une approche par le Paysage-système

Paysage de « pays » (*pagensis*, habitant d'un pagus, d'un bourg, d'un canton) correspond selon la première définition du Petit Robert (1977) à une partie d'un pays que la nature présente à un observateur. Employé dans des domaines aussi variés que l'écologie, l'aménagement, la politique, la géologie, la pédologie, la sociologie, la géographie, etc. de manière globale ou partielle, le paysage est avant tout un terme polysémique (Wieber, 1984). Bien qu'apparenté par certain à un « fourre-tout » ambigu, « *une notion vague aux contours fuyants* », il demeure pour la géographie un concept fondamental et opérationnel, justifié en quatre points : le paysage renvoie à une dimension éminemment spatiale ; il prend en considération les aspects physionomiques ; il a un caractère global ; il est perçu comme un produit de l'action humaine sur le milieu (Clément, 1994). Il apparaît selon Laffly (2005) comme « [...] *une référence commode pour aborder dans leur complexité les interrelations spatiales. À ce titre, le paysage est souvent défini comme le signe sensible de systèmes en interactions fonctionnelles, qu'il s'agisse de systèmes à composantes naturelles, anthropiques ou mixtes. Ainsi conçu, le*

paysage se pose tour à tour comme le résultat d'une production matérielle comme un spectacle donné à voir ou encore comme une représentation mentale construite dans l'esprit de celui qui en l'observant, cherche à l'interpréter et à le comprendre ».

Longtemps défini comme le simple produit des interactions homme-milieu, ce concept est depuis les années 70 étroitement associé à l'approche systémique. Il est alors défini au sens large comme « *la traduction visuelle d'un ensemble de relations que le système rend intelligible* » (Fourneau *et al.*, 1991). Du grec *sustêma* (ensemble), la notion de système désigne un ensemble d'éléments constitutifs d'un tout cohérent, une totalité organisée « *cumulant un principe d'appartenance, d'articulation et de coordination entre ses [parties]* » (Lévy *et al.*, 2013). L'analyse systémique permet donc de rendre compte de l'organisation d'un tout, de son comportement, de son évolution, de ses structures fortes, de ses régularités ou invariants dans sa globalité, des processus sous-jacents, des interactions entre les composantes, etc.

En France, l'approche systémique a été principalement développée au sein des l'école de Toulouse via le géosystème, et de Besançon, via le paysage-système. Elles sont toutes deux issues de l'influence de travaux russe développés à partir des années 60 autour de la notion de géosystème et dont le principal instigateur est l'académicien des sciences de l'Université d'Irkoutsk Victor Borisovitch Sochava. L'introduction, l'adoption et l'aménagement de ce concept en France se sont fait par l'intermédiaire de Nicolas Beroutchachvili. Plus largement, les travaux de l'école soviétique ont été vulgarisés par des biogéographes tels que Georges Bertrand à Toulouse et Daniel Mathieu à Besançon (pour la France).

1.2.1.1. L'approche géosystémique

Le géosystème tel que défini par Georges Bertrand se caractérise par trois dimensions essentielles : le potentiel écologique (éléments abiotiques), l'exploitation biologique (éléments biotiques) et l'utilisation anthropique. Il est restitué dans une classification taxonomique à six niveaux hiérarchiques (les unités supérieures : zone, domaine, région, et les unités inférieures : géosystème, géofaciès, géotope), (Bertrand, 1968). Le paysage appréhendé dans cette perspective « géosystémique » est alors défini comme « *le résultat [sur une*

certaine portion d'espace] de la combinaison dynamique, donc instable, d'éléments physiques, biologiques et anthropiques qui en réagissant dialectiquement les uns sur les autres font du paysage un ensemble unique et indissociable en perpétuelle évolution » (Bertrand, 1968). Cette approche offre dès lors la possibilité non seulement de saisir et de théoriser l'interface homme – nature, de prendre en compte une plus grande complexité spatiale et enfin « d'injecter [une dimension sociale] dans l'analyse » (Lévy et Lussault, 2013). La formalisation du paysage via une approche géosystémique a permis la mise en place d'un cadre conceptuel et méthodologique pour identifier les différentes composantes paysagères et d'étudier leurs interrelations. Toutefois, la lourdeur des méthodes mises en œuvre pour parvenir à saisir toute la complexité des paysages a vite montrée les limites d'une telle approche.

1.2.1.2. Le paysage système

- **Approche théorique**

Parallèlement à la perspective géosystémique, s'est développée au sein de l'école bisontine, une autre manière d'appréhender la complexité paysagère. Celle-ci repose sur le concept de paysage-système et propose une analyse intégrée du paysage, comme nous allons le voir ci-dessous. Elle a été principalement formalisée par Brossard et Wieber dans les années 70-80 (Wieber, 1984 ; Brossard et Wieber, 1980). Le paysage y est défini comme « [...] une *apparence*. Il présente une infinité d'images du monde qui nous entoure, saisies en collections ou en séquences et n'incluant ni le très proche ni le trop lointain. Il montre, en vue tangentielle, le spectacle offert par les combinaisons variées d'objets agencés partout à la surface du globe. Il est produit par des systèmes de forces complexes et évolutifs activés par la Nature et les hommes. Potentiellement visible en tout point de l'espace, le paysage n'existe vraiment que lorsqu'il est considéré comme tel, au terme d'une démarche le plus souvent artialisante, par ceux qui le perçoivent, le vivent et l'utilisent. Il n'est pas plus réductible à sa matérialité produite qu'à son idéalité issue des regards de ceux qui le voient ; la vue peut, d'ailleurs, être aidée par les autres sens. Le paysage évolue sans cesse aussi bien dans sa production physique que dans la perception qu'on en a, soumise aux mythes et aux méthodes » (Brossard et Wieber, 1980).

Au-delà de la dimension éminemment spatiale du paysage, cette définition laisse transparaître l'importance accordée à la vue et au caractère visible de celui-ci. L'ambition sous-jacente consiste toutefois à concilier « *ce qu'il y a d'objectif et de subjectif en matière de paysage* » de manière à faire du paysage un véritable objet scientifique (Rougerie et Beroutchachvili, 1991). Le paysage-système est défini d'un point de vue théorique, comme le produit de l'interaction dans le temps et dans l'espace, de trois sous-systèmes : système producteur « physique » ; utilisateur « social », et visible, par lequel le paysage « s'exprime » à travers différentes formes et signes (Figure 22) (Brossard et Wieber, 1980).

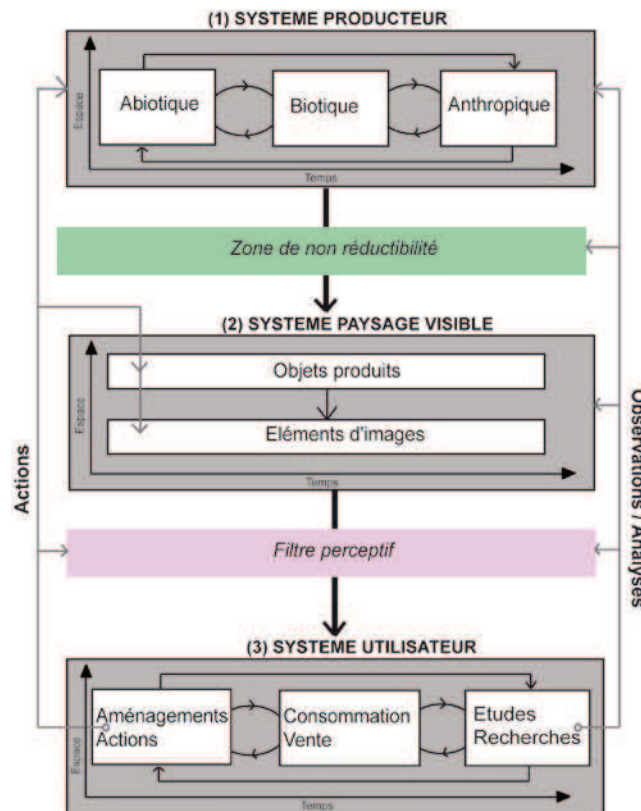


Figure 22 : Formalisation du Paysage-système (adapté de Brossard et Wieber 1984 et de Laffly 2005)

Le système producteur renvoie à ce sur quoi « se fonde » le paysage. Il est à la fois fournisseur de biens (ex. service de pollinisation) et de contraintes à l'égard des hommes utilisateurs et enregistre les marques des usages que ces derniers en font (Rougerie et Beroutchachvili, *op.cit.*). À l'autre extrémité se situe le système utilisateur conditionné par le filtre de la perception et les « *projections affectives et mentales* ». Le paysage y prend forme à travers la dimension

contemplative et émotionnelle mais également en tant qu'objet d'étude, de gestion ou encore de consommation (Rougerie et Beroutchachvili, *op.cit.*). Enfin à l'interface intervient le « paysage visible ». Celui-ci fait office de relais entre les systèmes producteurs et utilisateurs. Il est constitué par un ensemble d'images elles-mêmes issues des objets produits par le premier système (Figure 22).

- **Un concept opérationnel**

L'opérationnalité de ce concept passe par une analyse systématique de deux approches complémentaires.

- Par le haut, en s'appuyant sur des cartes et / ou des images (Laffly, 2005). Elle se traduit par la collecte d'informations dites « exogènes » (thématiques, surfaciques, liées au *continuum* spatial). Elle permet la caractérisation à grande échelle spatiale et de manière continue de l'enveloppe géographique ou du contenant (Figure 23, boîte 3a). Par cette première approche, le paysage « *est alors un signe incarné des objets spatialement répartis en combinaisons simples ou complexes, animés par des systèmes de forces d'origines diverses* » (Wieber, 1985 in Laffly, 2005).
- Par le dedans, via une vue « tangentielle » favorisant le recueil des données dites « endogènes » renseignant sur le contenu paysager (informations thématiques, ponctuelles ou *in situ*) (Figure 23, boîte 3b). Dans le cadre de notre recherche les données endogènes concernent l'étude de la végétation et des THV des colonies. Les informations collectées varient selon la nature du ou des « producteur(s) » étudiés (biotiques, abiotiques, anthropiques, boîte 2). Le recueil des données *in situ* nécessite la mise en place de procédures d'échantillonnage ainsi que de méthodes de prélèvements spécifiques (aire minimale, transect, etc boîte Figure 23.3b) comme nous le verrons au chapitre suivant.

Cette double approche doit permettre la constitution de bases de données endogènes et exogènes exhaustives et ainsi la prise en compte d'une large complexité spatiale. Dans le cadre de la formulation systémique du paysage, Laffly (2005) propose une nouvelle formalisation permettant de palier aux

difficultés rencontrées habituellement par les géographes pour lier données endogènes et exogènes. Cette formalisation sert de référence à la démarche méthodologique adoptée dans ce travail. Elle fait appel à quatre éléments clés que sont le point, la trace, l'ordre et l'occurrence.

- Le point constitue « *l'unité spatiale élémentaire des observations endogènes réalisées in situ* » (Laffly, 2005). Elle fait l'objet d'une localisation GPS. Les relevés sont effectués selon un protocole systématique mobilisant différents types de stratégies d'échantillonnage. Ces stratégies sont fondées sur des critères thématiques et spatiaux. Les données collectées doivent permettre des analyses quantitatives.
- La trace constitue « *le message qui traduit les liens entre les structures identifiées à partir de l'analyse des données endogènes et l'information exogène qui servira de référence de spatialisation* » (Laffly, op. cit.). Ce message correspond à « *toute information susceptible de décrire les paysages et disponible sous forme de couverture continue de l'espace* ». On peut notamment citer des supports tels que les images satellites.
- L'ordre fait référence à « *la structuration spatiale des données, à l'agencement des éléments du paysage les uns par rapport aux autres* ». En analyse d'image, il renvoie par exemple aux notions d'autocorrélation spatiale, de mosaïques, etc (Figure 23.3a).
- L'inférence, au sens statistique, permet d'assurer le lien entre les informations endogènes et exogènes, « *[restituant] la continuité de l'espace géographique à partir d'une connaissance partielle* » (Figure 23, dernier encadré). Elle se fonde essentiellement sur des modèles de probabilités.

L'objectif d'une telle procédure méthodologique, est d'une part de permettre d'identifier les variables structurantes de l'information et d'autre part de mesurer les degrés de liaison entre les données *in situ* et celles relatives au *continuum* spatial. La deuxième étape du processus d'analyse consiste - dans le cas de l'existence de liaisons significatives entre les deux sources de données - en une

généralisation du diagnostic paysager à l'ensemble des points de l'espace notamment par des méthodes inférentielles comme indiqué ci-dessus.

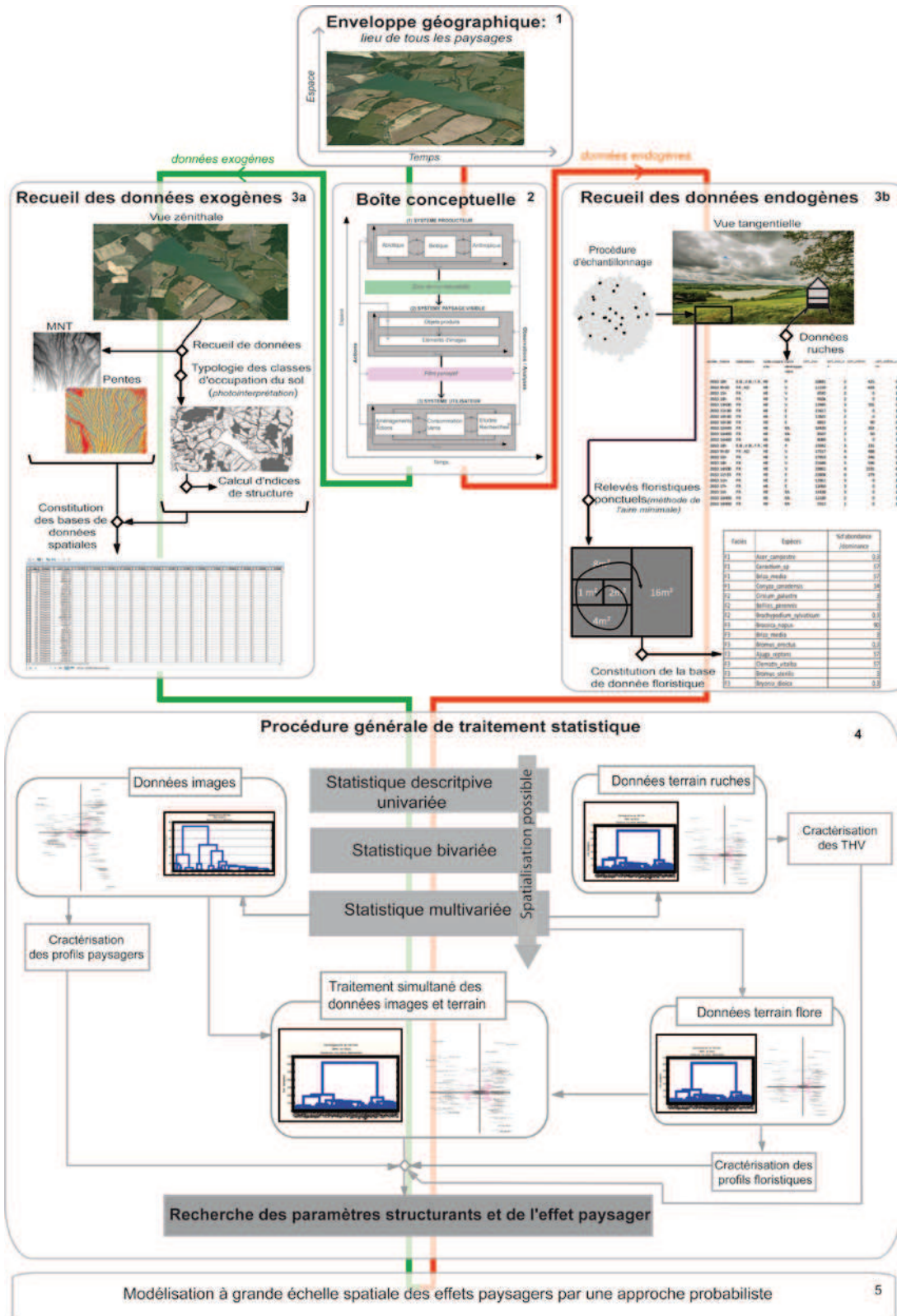


Figure 23 : Modèle d'analyse du paysage-système (modifié d'après Laffly 2005)

Enfin, il importe de souligner que le succès d'une telle approche implique au préalable le respect de quatre principes majeurs que sont selon Laffly (*op.cit.*) :

- « *La maîtrise de l'espace et du temps et les implications directes sur les échelles et les thématiques ;*
- *La maîtrise sémantique du contenu de l'information entre la connaissance du spécialiste et la réalité des paysages ;*
- *La maîtrise de la constitution de l'information mise au cœur de la démarche ;*
- *La maîtrise des méthodes et de l'instrumentalisation »*

Dans le cadre de la problématique entre l'abeille et le paysage la mobilisation d'une telle démarche analytique doit permettre :

- d'identifier les principaux paramètres paysagers (structure, composition, etc.) conditionnant le rapport des colonies à l'espace (objet de cette thèse).
- et à grande échelle spatiale et temporelle (le département du Gers, l'année) la qualité du paysage agricole du point de vue des colonies soit, les espaces ressources les mieux adaptés à leur développement ainsi que les zones à risque.

1.2.2. Une approche transdisciplinaire

Le modèle d'analyse présenté ci-dessus offre un cadre théorique, méthodologique et analytique global pour l'étude des interactions entre l'abeille et le paysage. Cependant, sa mise en œuvre nécessite au préalable une importante collecte d'informations impliquant la mobilisation de notions et de savoir-faire issus d'autres disciplines telles que l'écologie fonctionnelle, l'écologie du paysage, etc. Aussi, l'intégration de ces savoir-faire place notre démarche au cœur d'une approche transdisciplinaire.

1.2.2.1. L'écologie fonctionnelle ou l'étude des THV

L'écologie évolutive est une branche de la biologie évolutive. Elle consiste à étudier l'influence des contraintes de l'environnement sur l'évolution des

organismes vivants et de leurs comportements. Dans le cadre de notre recherche, pour permettre une véritable compréhension de l'impact des paysages sur les colonies et de la capacité des colonies à s'adapter à différents environnements paysagers ou matrices, il importe de caractériser leur dynamique de développement, soit de prendre en compte l'évolution de leurs THV. Selon Barbault (2008b) *« le cycle de vie des organismes résulte d'un ensemble de traits qui contribuent à leur survie et leur reproduction, donc à la valeur sélective (fitness darwinienne). Aussi l'analyse de tels assemblages de caractères - morphologiques, physiologiques, éthologiques, écologiques et démographiques - est-elle de première importance en écologie évolutive. Ces combinaisons complexes de caractères ont été appelées, dans une perspective évolutionniste, « stratégies », « tactiques » : réunissant des traits qui fonctionnent ensemble et coévoluent entre eux, elles traduisent l'adaptation des populations à leur environnement. [...elles] forment un type de réponse [fonctionnelle] ou de performance parmi une série d'alternatives possibles »*. Ces réponses impliquent de manière implicite l'existence de contraintes internes et externes, de choix et finalement de compromis d'allocation des ressources. *«[...] accroître l'allocation d'énergie à la reproduction, par exemple, équivaut à réduire l'énergie disponible pour la croissance ou les dépenses d'entretien. Il y a donc nécessité de choix»* (Barbault, 2008b). Le résultat des choix d'allocation optimaux, opérés par l'organisme (dans notre cas la colonie) entre ses différentes fonctions vitales (Figure 24) se traduisent par un profil biodémographique⁴⁵ (expression de l'adaptation de l'organisme à son environnement) défini par un ensemble de THV. Ce profil répond à des contraintes internes et externes et génère des solutions de compromis, dont les conditions d'expression sont déterminées génétiquement (Barbault, 2008b).

⁴⁵ Le terme biodémographique renvoie ici aux traits de vie liés à la dynamique démographique de l'organisme, mais aussi éthologique et morphologique.

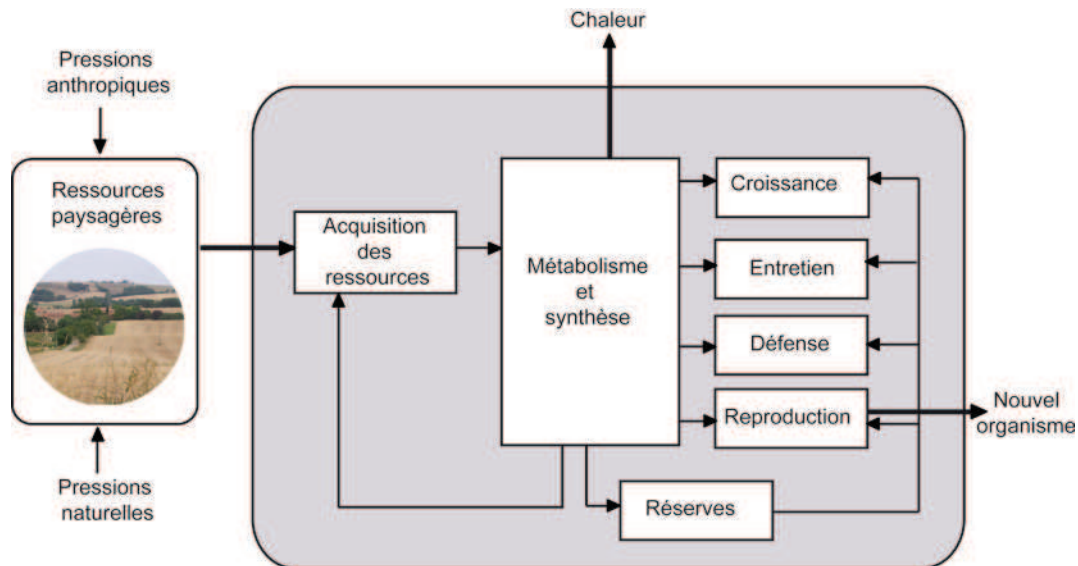


Figure 24 : L'organisme en tant que système d'acquisition, de transformation et d'allocation des ressources entre ses différents besoins fondamentaux en interaction avec la ressource paysagère (Barbault, 2008b).

Dans le cadre de notre étude les THV des colonies sont appréhendés à travers deux dimensions :

- *les stratégies d'acquisition des ressources* : choix des ressources, durée de mobilisation d'une ressource, distances parcourues pour l'obtenir, etc.
- *les stratégies démographiques ou reproductives*: développement de la population naissante (taille du couvain), taille de la population adulte, effort reproducteur (énergie allouée à la reproduction) etc.

L'observation de ces stratégies a été réalisée à travers la mise en place de protocoles d'observations inscrits dans le cadre d'une démarche expérimentale, dont la méthodologie est détaillée au chapitre 2. L'étude des stratégies d'acquisition des ressources alimentaires a nécessité au-delà d'une approche par l'écologie évolutive, la mobilisation de méthodes d'analyses issues de la palynologie et de la méliissopalynologie.

1.2.2.2. L'étude de la ressource trophique à l'interface entre écologie et géographie de la végétation

La géographie de la végétation consiste en l'étude de la répartition spatiale du couvert végétal. Elle est l'héritière de la Géographie des plantes développée par Alexandre de Humboldt dans son *Essai sur la Géographie des plantes* publié en

1807 (Alexandre [Coord] et Génin [Coord], 2011). Dans le cadre de notre recherche, la végétation est appréhendée à travers :

- sa composition : diversité et recouvrement des espèces floristiques ;
- et sa répartition spatiale au sein des différentes mosaïques paysagères agricoles étudiées.

La finalité est d'évaluer le potentiel de ressources floristiques dites trophiques, disponible à l'échelle paysagère, pour les colonies d'abeilles domestiques tout au long de la saison. La dimension trophique⁴⁶ associée volontairement à l'étude des ressources floristiques place cette approche spatiale du couvert végétal sous le prisme complémentaire de l'écologie.

Le fonctionnement des écosystèmes appréhendés en écologie est sous-tendu par le maintien de la chaîne ou réseau trophique et organisé en plusieurs niveaux. Le premier (producteurs primaires) est lié aux organismes autotrophes, algues et végétaux capables de fixer l'énergie solaire et de synthétiser leurs tissus à partir d'éléments minéraux (Barbault, 2008b). La matière organique vivante produite y est source d'énergie pour nombre d'espèces (consommateurs) dont l'abeille domestique (*Apis mellifera* L.). Cette matière correspond dans notre cas aux ressources pollinifères et nectarifères issues des plantes à fleurs ou angiospermes et mobilisées par les colonies (Figure 25).

⁴⁶ Trophique du grec « *trophê* » désigne la nourriture (Robert *et al.*, 1977)

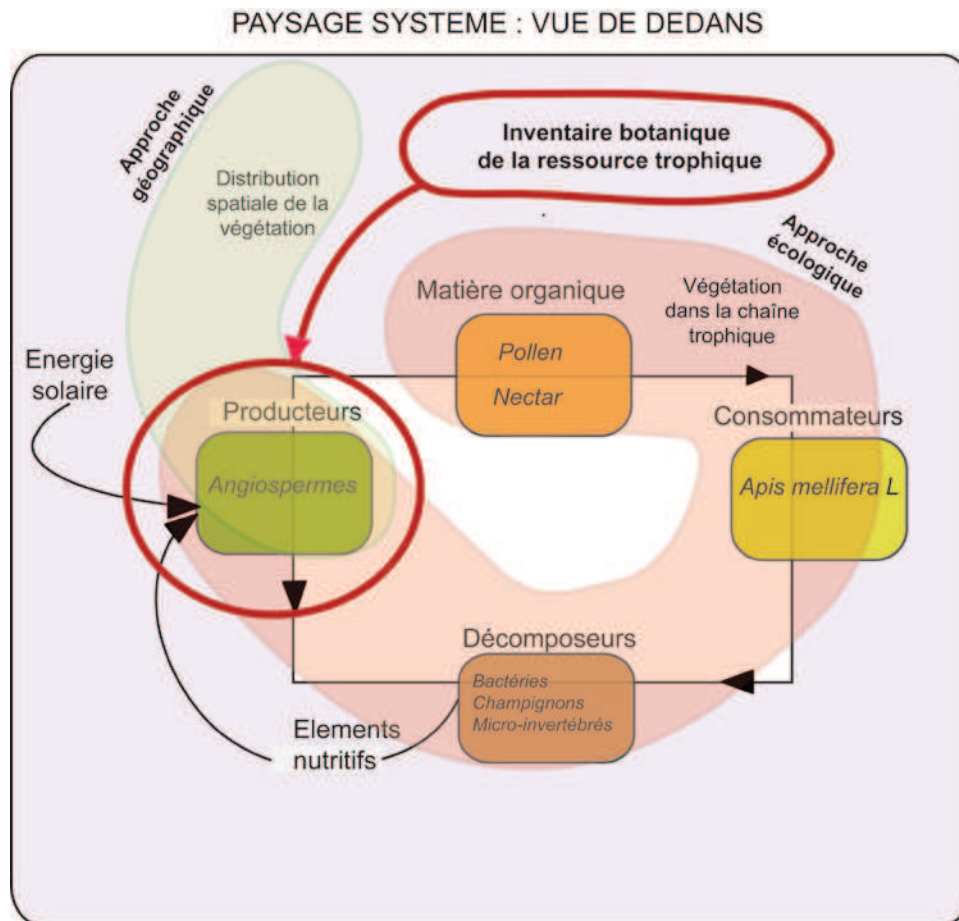


Figure 25 : Une approche géographique et écologique de la ressource trophique

Notre approche de la végétation se veut donc à la fois spatiale (géographique) et fonctionnelle (écologique).

1.2.2.3. L'écologie du paysage et la notion d'hétérogénéité

Le terme écologie du paysage est né en 1939 de la « rencontre » entre la géographie et l'écologie, grâce à Carl Troll, (Burel et Baudry, 2006). Toutefois la discipline en tant que telle ne prend son essor qu'à partir de 1980 (Forman et Godron, 1986). Son objectif principal est la compréhension des relations entre configurations paysagères et processus écologiques (paradigme *pattern-process*) (Wu et Hobbs, 2002). Le paysage y est défini comme « *un niveau d'organisation des systèmes écologiques, supérieur à l'écosystème* » (Burel et Baudry, *op.cit.*). Il est décrit comme une mosaïque hétérogène formant un *patron*. Cette mosaïque est composée d'une *matrice* (objet dominant du paysage), de *taches* (de nature différente de la matrice : bois, cultures, villages, etc.) et de *corridors* (également de nature différente de la matrice mais de forme linéaire : haies, rivières, axes

rouriers, etc.), plus ou moins fragmentés et connectés (Burel et Baudry, 2006). Le postulat initial de l'approche écologique du paysage sous-tend que la structure spatio-temporelle de ceux-ci, joue un rôle sur la perception et le comportement des organismes. Autrement dit, les éléments constitutifs des mosaïques ainsi que leurs agencements dans l'espace et dans le temps, conditionnent la dynamique de développement des espèces tout autant que les flux de matière et d'énergie (Burel et Baudry, 2006). Plusieurs théories telles que la percolation, la théorie du chaos, de la hiérarchie, etc. (*ibid.*) ont été développées pour permettre de questionner et d'analyser les répercussions de l'hétérogénéité des mosaïques paysagères sur le fonctionnement des écosystèmes et des espèces. Ces théories s'appuient pour leur mise en œuvre, sur des outils et des méthodes spécifiques. Parmi-elles, la caractérisation de l'organisation spatio-temporelle des composantes de la mosaïque paysagère soit de leur degré d'hétérogénéité, se fait grâce à la mobilisation d'indices paysagers ou « métriques spatiales ». Un paysage étant d'autant plus hétérogène qu'il comporte une diversité d'éléments et que les relations spatiales entre ces éléments sont complexes (Burel et Baudry, 2006 ; Baudry [Coord] et Jouin [Coord], 2003 ; Figure 26.a).

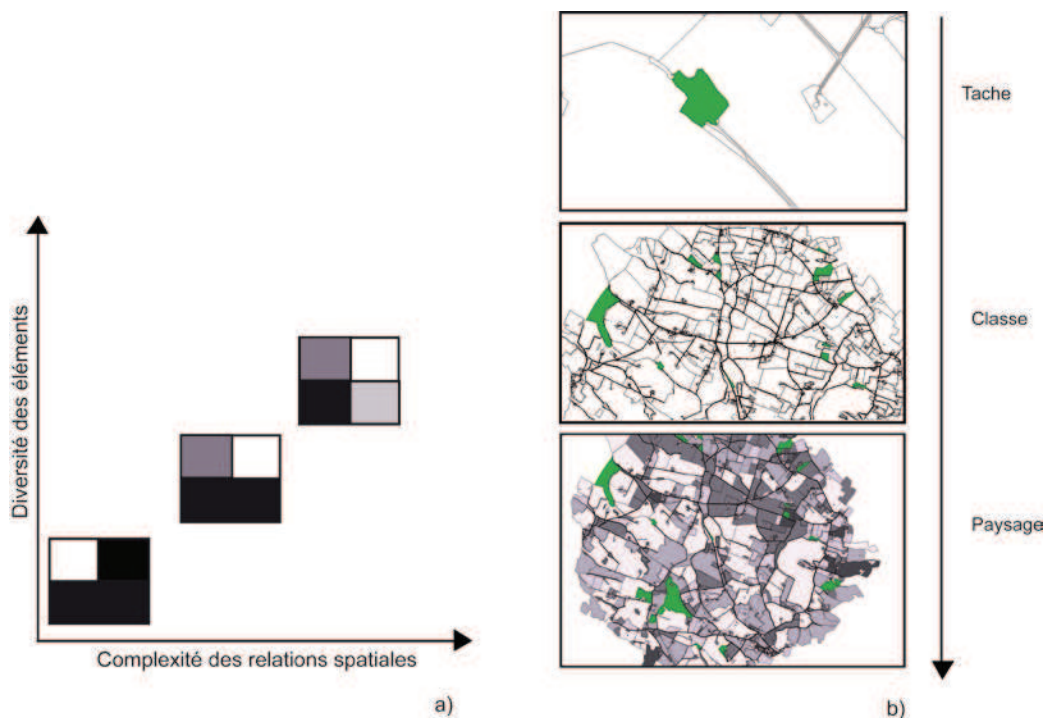


Figure 26 : Composantes de l'hétérogénéité du paysage (a) et échelles d'analyse (b) adapté d'après Burel et Baudry (1999).

Ces indices paysagers se répartissent selon deux grandes familles liées à l'analyse :

- de la composition de la mosaïque : types d'éléments, proportions, etc.
- de la configuration spatiale des éléments : arrangement spatial, connectivité, forme, contraste, etc. (Li et Reynolds, 1995 ; Figure 26).

Calculés à partir de logiciels comme FRAGSTAT (McGarigal *et al.*, 2012) ils peuvent être appliqués à des cartes en mode raster ou en mode vecteur. Deux paramètres conditionnent la nature des résultats : la taille du grain et l'étendue, soit les échelles spatiales considérées. Sur une carte vectorielle, le grain correspond à « *la taille du plus petit objet cartographié* », autrement dit à la résolution (Burel et Baudry, 2006). Sur une carte rastérisée celui-ci correspond à la taille de référence d'un pixel : 1m², 2m², etc. L'étendue désigne quant à elle l'espace total représenté sur la carte : une région, un paysage, une ville, etc. Ces métriques peuvent être appliqués à différents niveaux d'observation : une tache (équivalent d'un polygone ou agrégat de pixels de même catégorie), une classe d'occupation du sol ou encore l'ensemble du paysage (Figure 26).

Dans le cadre de notre étude, le choix de faire appelle à l'écologie du paysage ne se limite pas à la seule mobilisation de métriques spatiales. Elle nous permet avant tout d'appréhender le paysage du point de vue de son intérêt trophique pour les colonies et de questionner plus particulièrement la répartition et la dynamique spatio-temporelle des zones de ressources trophiques qualifiées par Merriam (1984 *in* Burel et Baudry, 2006) d'unités fonctionnelles. Celle-ci définit ces unités comme « *l'ensemble des éléments du paysage utilisés par une espèce au cours de son cycle de vie* » (*ibid.*). La prise en compte de ces sous-unités du point de vue de leur composition et de leur arrangement spatial (par le biais des métriques paysagères) doit nous permettre d'apporter des éléments de compréhension indispensables pour éclairer l'étude des interactions abeille – paysage.

1.2.3. Quel bilan de cette approche ?

La mobilisation du concept de paysage-système pour l'étude des interactions entre l'abeille et le paysage permet de montrer:

- D'une part le caractère éminemment transdisciplinaire d'un objet de recherche (interactions entre l'abeille et le paysage) pourtant encore majoritairement appréhendé sous l'angle de l'écologie évolutive ou de l'écologie du paysage.
- D'autre part, l'intérêt que peut présenter le choix d'une entrée géographique pour l'étude des interactions abeille – paysage ; celle-ci offrant la possibilité comme nous l'avons vu précédemment d'embrasser une grande complexité spatiale à l'aide de méthodes et d'outils spécifiques.

Toutefois, cette approche nécessite pour sa mise en œuvre pratique mais aussi pour permettre une meilleure compréhension des processus observés, la mobilisation de notions, méthodes et outils issus de différentes disciplines (Figure 27).

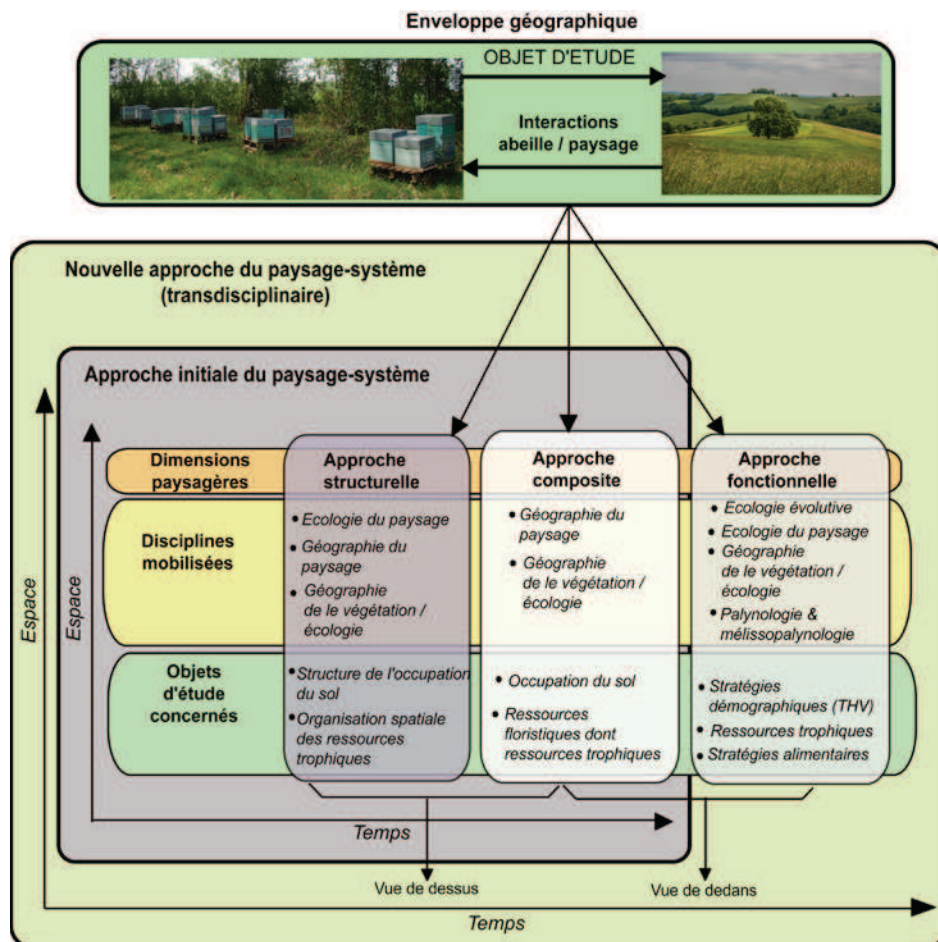


Figure 27 : Une approche transdisciplinaire des interactions entre l'abeille et le paysage via le concept de paysage-système

1.3. Aire d'étude

L'étude des interactions entre l'abeille et le paysage nous a conduit à mettre en place une démarche expérimentale sur six sites répartis selon les trois types de matrices paysagères théoriques, énoncées précédemment. L'enveloppe géographique dans laquelle ils se situent correspond à la région gersoise dans ses limites départementales. Trois critères essentiels sont à l'origine de ce choix :

- le caractère éminemment agricole de ce département dont la SAU représente 71 % du territoire (Chambre Départementale d'Agriculture, 2013) ; l'objectif initial étant de questionner les colonies en milieu agricole ;
- la proximité avec l'agglomération toulousaine facilitant la mise en place d'un protocole expérimental très lourd, nécessitant un suivi extrêmement régulier des colonies tout au long de la saison ;
- la présence de partenaires de terrain (présentés au chapitre 2) sans lesquels il n'aurait pu être possible de mettre en place un tel dispositif

Il convient de présenter les principales caractéristiques du paysage gersois dans lequel s'inscrivent les six sites d'études retenus (sites présentés au chapitre 2).

1.3.1. Contexte général des sites d'étude :

Le département du Gers se situe au cœur de la Gascogne, au Sud-Ouest de la France, dans l'isthme de Strabon. Cette « Gascogne bossue » est constituée d'un ensemble de vallées et de collines peu marquées (380 m au plus haut), reliant les Pyrénées aux grandes vallées de la Garonne et de l'Adour. C'est un espace profondément rural (75 % du territoire gersois est en SAU en 2000 contre 55 % pour la France), peu densément peuplé (30 hab/ km²) mais avec une population éparpillée équitablement sur le territoire en de nombreux villages (463 communes dont 65 % ont moins de 200 hab.), (Sirven *et al.*, 2004). Elle est divisée en sept « pays » d'origines historiques et naturelles dessinant des sous unités paysagères caractéristiques (Sirven *et al.*, 2004).

1.3.2. Caractéristiques biogéographiques

1.3.2.1. Situation géographique

Ce département fait partie du bassin aquitain, vaste cuvette sédimentaire située entre la barrière des Pyrénées au sud et celle du massif central au nord et largement ouverte sur l'atlantique. Le bassin aquitain est composé, dans la région Midi-Pyrénées d'un bassin central midi-pyrénéen (bassin de la Garonne) ainsi que des bordures du Massif Central et des Pyrénées. Le bassin de la Garonne est constitué quant à lui, de coteaux molassiques peu-élevés (100 à 500m) du tertiaire et de plaines alluviales du quaternaire (Jamagne, 2011). Dans ce contexte, le Gers aussi appelé « éventail gascon », occupe une position centrale en Aquitaine, au sud de Garonne et est limité à l'ouest par le bassin de l'Adour.

1.3.2.2. Données climatiques

Le climat gersois est de type atlantique méridional : printemps pluvieux, été chauds et secs, hivers doux et humides (Figure 28). L'Aquitaine s'apparente à un vaste golfe ouvert sur l'Atlantique, protégé des froids d'origine continentale par la barrière du Massif Central. L'ouverture atlantique permet la venue de masses d'air océanique y compris en période estivale (Sirven *et al.*, 2004 ; Lavaud, 2009).

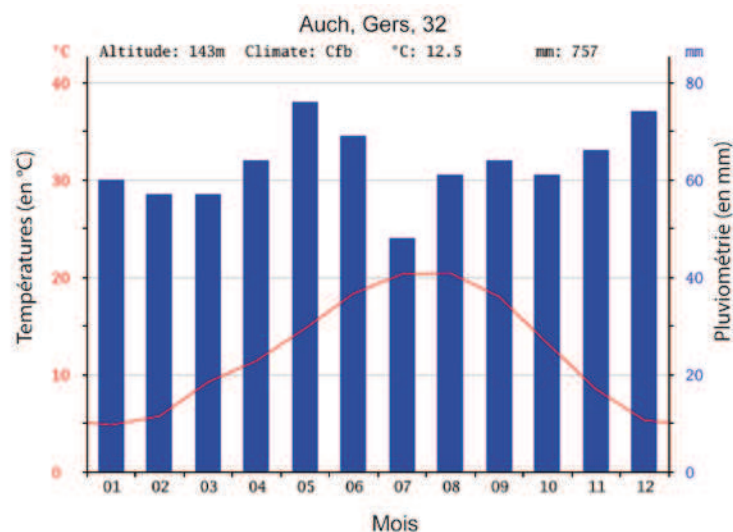


Figure 28 : Évolution des températures et précipitations moyennes mensuelles (source : climate-data.org)

La pluviométrie varie de 600 à 800 mm par an. Elle s'accroît à mesure que l'on s'oriente vers l'ouest et vers le sud du Gers, du fait des influences respectives du climat océanique et des Pyrénées. Dans l'est du département, les influences de l'aire méditerranéenne se font sentir notamment en période estivale via une forte augmentation des températures.

1.3.2.3. Réseau hydrographique

Le relief gersois est modelé de vallées comportant des cours d'eau orientés selon un axe Nord-Sud et organisés en forme d'éventail. Les vallées s'évasant en direction de l'aval. (Sirven *et al.*, 2004). A l'exception de la Douze et de l'Adour à l'ouest, toutes les rivières sont des affluents de la Garonne, axe hydrographique principal du bassin aquitain (Figure 29).

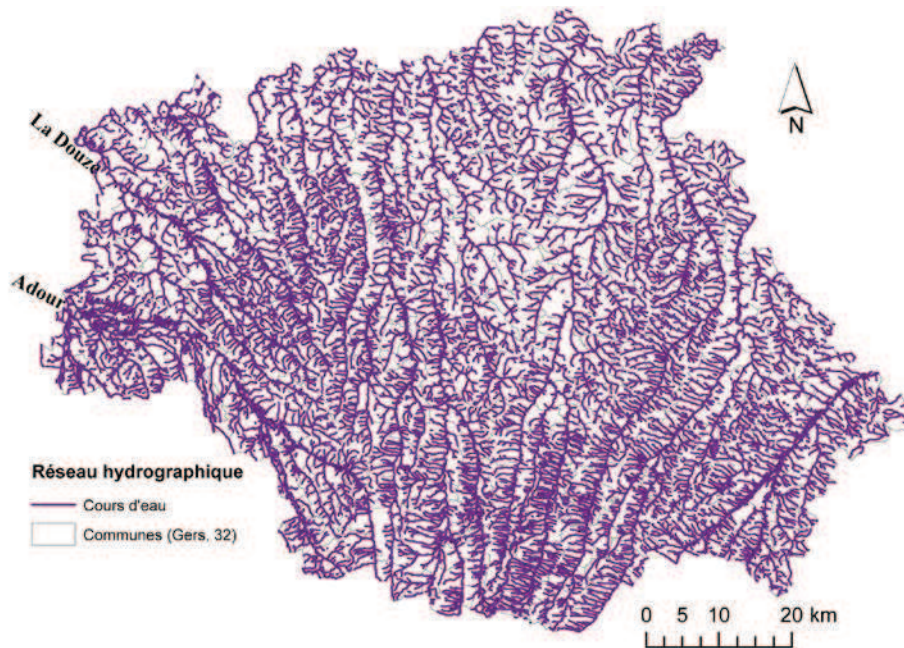
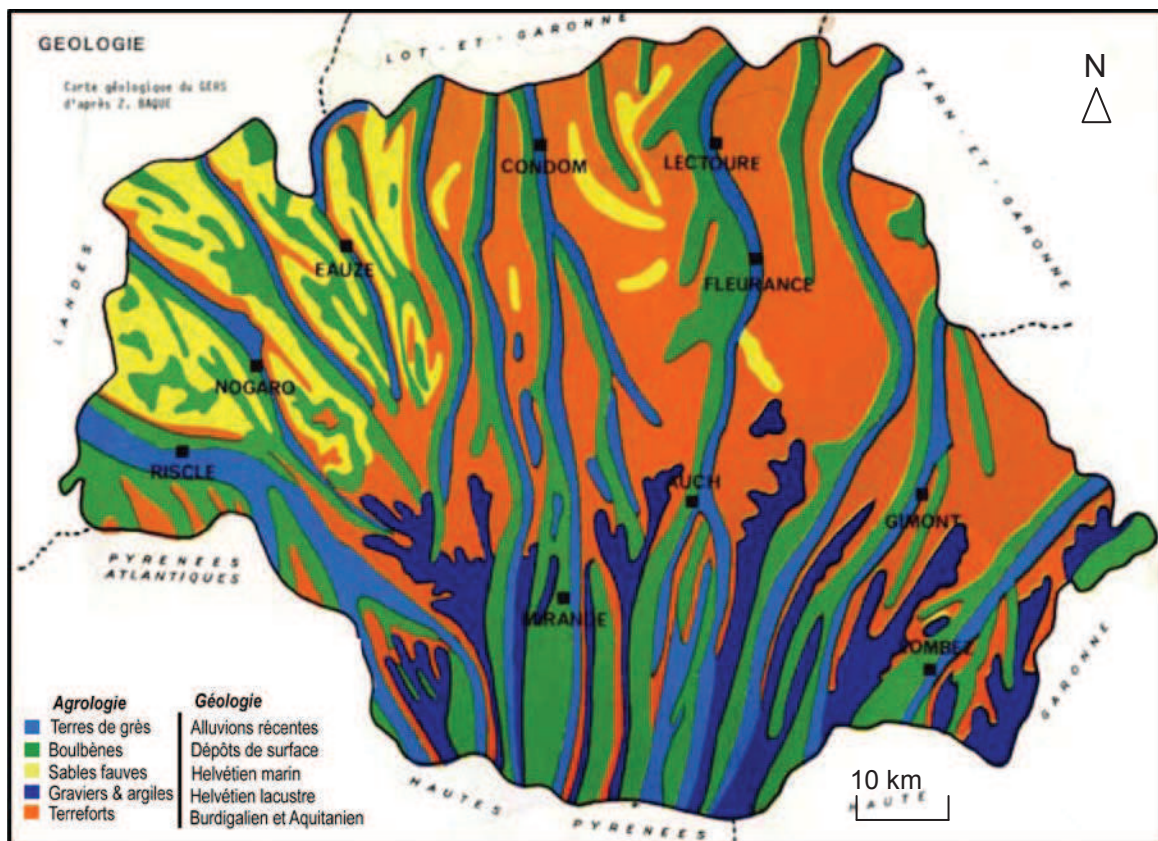


Figure 29 : Réseau hydrographique du Gers

Deux de ses plus grands affluents y sont représentés: le Gers et la Baïse. Ces rivières sont à l'exception de l'Arros, des cours d'eau modestes aux débits irréguliers car coupés de l'alimentation pyrénéenne par le plateau de Lannemezan. (Sirven *et al.*, 2004). Le réseau secondaire, ramifié en différentes directions, est constitué majoritairement de ruisseaux rejoignant directement les rivières principales (Jamagne, 2011). La plupart des vallées des axes hydrographiques majeurs présentent, surtout en aval (au sud d'un axe Gimont-Auch), une dissymétrie des versants.

1.3.2.4. Contexte géologique

La géologie du Gers est dominée par différentes formes de faciès calcaires du Burdigalien : marnes, calcaires et molasses (Jamagne , 2011 ; Sirven *et al.*, 2004 ; Capdeville *et al.*, 2001 ; Baque, 1930). D'est en ouest, plusieurs formations se succèdent (Figure 30). Les molasses et calcaires fluvio-lacustres de l'Aquitanien et du Burdigalien dominant dans l'est du département (BRGM, 1969). Dans le nord, les sables fauves du Tortonien surmontant les molasses marines gréseuses de l'Helvétien, se partageant le territoire avec les molasses et les calcaires lacustres. A l'ouest, les sables fauves et les dépôts de sables blancs des Landes du Pléistocène occupent la majorité du territoire (BRGM, 1978). Enfin, au sud du Gers dominant des formations pyrénéennes de l'Helvétien de type argiles et molasses peu calcaires. Les formations alluviales du Quaternaire associées au réseau hydrographique, sont principalement constituées d'alluvions de terrasses anciennes, d'alluvions modernes et de colluvions argileux de bas de versants.



Source : Baque. Z, 1930

Figure 30 : Carte géologique du Gers (tirée de Baque, 1930)

1.3.2.5. Caractéristiques géomorphologiques et pédologiques

Le paysage pédologique est marqué quant à lui par la prédominance du calcaire, excepté dans l'ouest où la transition entre les landes et les coteaux gascons peu marqués, donne naissance à des podzosols et des luvisols dystriques sur les sables des landes et sables fauves (Jamagne, *op.cit.*). Pour le reste, la morphologie du paysage ondulé et vallonné, et la nature du substrat calcaire déterminent la disposition des sols. Dans le sud du Gers, des sols superficiels, lithosols et rendosols, occupent des versants aux pentes souvent supérieures à 10 % tandis que des sols argileux, calcosols et calcisols nommés « terreforts », occupent les fonds des vallons (Jamagne, *op.cit.*) (Figure 31). Dans le nord et le centre du Gers, compte tenue d'une trame hydrologique plus lâche, le relief est moins marqué et les pentes inférieures à 10 %, dominant. Les marnes et les molasses du miocène, matériaux meubles, donnent naissance à des buttes arrondies sur lesquelles se forment généralement des calcosols épais. De manière plus occasionnelle affleurent des calcaires durs du Burdigalien. Ils constituent des surfaces tabulaires avec des rendosols bien drainés, les « peyrusquets » (Jamagne, *op.cit.*). Ces plateaux sont limités par des ravins abrupts où s'accumulent des colluvions argileuses.

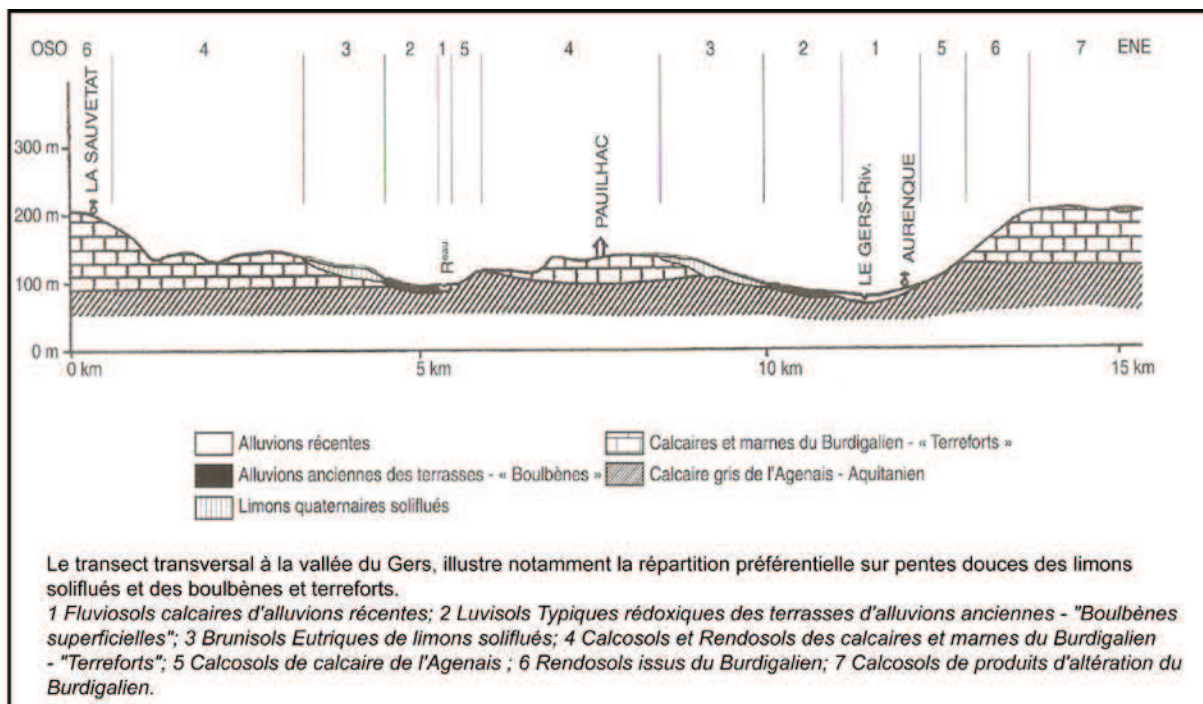


Figure 31 : Gascogne centrale – Coupe transversale à la vallée du Gers (tirée de Jamagne, 2011)

Les formes alluviales des terrasses anciennes du quaternaire occupent les versants gauche des vallées, principalement les plus dissymétriques. Ces terrasses, formées d'alluvions caillouteuses à matrice argileuses, sont recouvertes de matériaux limoneux soliflués dans lesquels se sont développés des luvisols rédoxiques nommés « boubènes » (Jamagne, 2011). Enfin, des alluvions récentes bordent directement et étroitement les rivières.

1.3.3. Des paysages fortement anthropisés

1.3.3.1. Caractérisation et dynamique des espaces semi-naturels

Les paysages semi-naturels gersois sont très liés aux évolutions de l'agriculture (Sirven *et al.*, 2004) qui traditionnellement était de type polyculture-élevage et tend à disparaître aujourd'hui. Elle organisait le territoire en une mosaïque de cultures et de prairies dont l'emplacement était fonction du type de sol, de l'exposition, du relief et de la proximité à la rivière. Les champs étaient le plus souvent clôt par des haies tandis que des bosquets et bois communaux et des forêts domaniales servaient aux besoins de la population.

Ces paysages sont toujours présents, de manière plus ou moins dégradée à l'ouest et au sud d'Auch. Les grandes cultures qui occupent une majeure partie de l'est et du nord-ouest du Gers ne laissant que peu de place aux espaces naturels. D'une manière générale, l'abandon des élevages traditionnels bovins et ovins d'une part et la modernisation de l'agriculture avec le drainage des zones humides et le développement de l'irrigation accrue d'autre part, ont généré l'émergence de nouveaux paysages spécialisés et homogénéisés.

L'agrandissement généralisé des parcelles destinées à la culture de céréales et de tournesol s'est faite au détriment du bocage devenu inutile, et des prairies. Entre les recensements agricoles de 1988 et de 2010 les surfaces en herbe du département du Gers ont ainsi été divisées par deux, passant de 50 000 ha à 25 000 ha (Agreste, 2012b).

Concernant les surfaces cultivées de maïs et de peupliers, celles-ci tendent à s'accroître au détriment des anciens prés-bas et marais des fonds de vallons et bords de rivières (Sirven *et al.*, 2004). Ce phénomène est particulièrement marqué dans les « régions » du Bas-Armagnac et de Rivière-Base. Dans

l'Astarac, les prés-hauts souvent calcaires, des coteaux arides et peu productifs, autrefois consacrés au pâturage extensif, sont aujourd'hui de plus en plus délaissés par l'agriculture moderne, favorisant l'apparition progressive de garrigues en milieu calcaire et plus rarement de landes en terrains acides (Sirven *et al.*, 2004).

Les surfaces boisées ne recouvrent quant à elles que 12 % de la superficie du département soit environ 629 990 hectares. Elles se présentent essentiellement sous la forme de bois, bosquets, haies et plus rarement de forêts étendues (IFN, 2005). Elles se répartissent inégalement sur le territoire avec un taux de boisement croissant d'est en ouest qui atteint 6,9 % dans le Savès contre 19 à 20,1 % dans l'Astarac et le Bas Armagnac (IFN, 2005).

On y distingue, d'une part, les boisements et forêts de feuillus dominés par les chênes, et d'autre part les forêts riveraines et fourrés humides principalement présents le long des cours d'eau (Figure 32). Les chênaies à chênes sessiles (*Quercus petraea*) sur sol calcaires représentent le type le plus commun de boisement dans le Gers. Ils sont le plus souvent à l'état de lambeaux dans les secteurs très cultivés où ils occupent essentiellement les pentes (IFN, *op.cit.* ; ABG, 2009a).

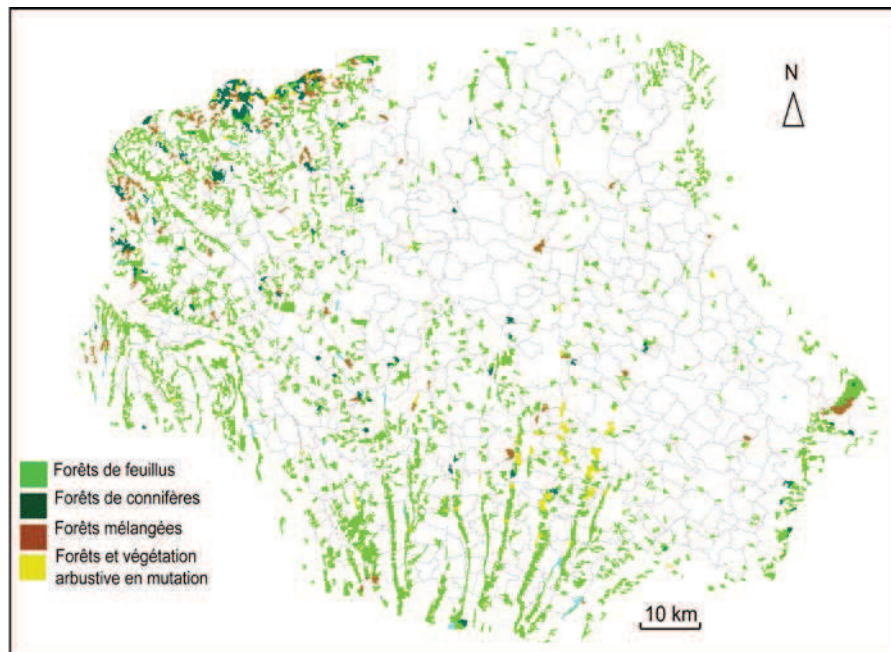


Figure 32 : Cartographie des peuplements forestiers du Gers. (Carte réalisée à partir des données Corine Land Cover 2006).

Deux autres types de boisements sont fréquemment présents: à l'ouest de la vallée de l'Osse, le contexte siliceux favorise des séries de végétations du chêne pédonculé (*Quercus robur*) accompagné du chêne liège (*Quercus suber*) et du pin maritime (*Pinus pinaster*) alors qu'à l'est le chêne pubescent (*Quercus pubescens*) et le chêne vert (*Quercus ilex*), plus thermophiles et calcophiles s'imposent sur les versants ouest des interfluves (Sirven *et al.*, 2004). Dans les vallées et vallons gersois, au contact des rivières, et dans les zones marécageuses, on trouve des forêts et formations arborées à bois tendre. L'Aulnaie-frênaie accompagnée de saules (*Salix sp.*), peupliers (*Populus sp.*) et chênes sessiles (*Quercus petraea*) est la formation de milieux humide la plus commune. Elle occupe toutes les petites rivières et cours d'eau plus lents traversant le département du sud au nord comme le Gers, l'Arratz, la Gimone, la Baïse ou encore la Save. Dans les zones marécageuses des bords d'étangs, devenues assez rares, on trouve la Saulaie-aulnaie souvent dégradée mais caractérisée par une grande diversité de saules arbustifs (ABG, 2009a). La forêt progresse globalement dans le Gers sur les accrues considérées aujourd'hui improductives dans l'ouest et le sud du département. De même, la multiplication des peupleraies et autres boisements de conifères valorisent de plus en plus les bas marais anciens et landes humides (ABG, 2009b). De nombreux étangs, milieux créés par l'homme au Moyen-Âge et à la flore très riche ont disparu. Les landes atlantiques qui représentaient un tiers du territoire du Bas-Armagnac en 1930 n'en occupent plus que 1 % après avoir été asséchés pour le boisement (ABG, 2009b).

1.3.3.2. Une diversité de paysages agricoles

Dans le département du Gers, l'agriculture est l'activité économique dominante. La SAU recouvre 447 223 hectares soit 71 % de la surface totale du territoire (CAMP, 2013). La SAU moyenne des exploitations est de 57 hectares. Il existe cependant de fortes disparités : les petites et moyennes exploitations tendant à diminuer (moins 19 % et 27 % depuis 2000), les grandes, à se maintenir (CAMP, 2013)

Les cultures de céréales et d'oléo-protéagineux y sont prédominantes et recouvrent respectivement 44,5 % et 24 % de la SAU. Les cultures fourragères et

surfaces en herbe apparaissent en troisième position, à hauteur de 19 % de la SAU (Figure 33).

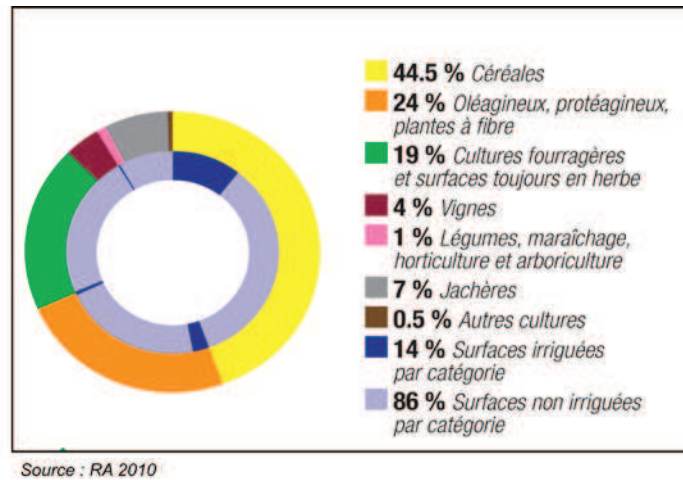


Figure 33 : Répartition de la SAU dans le département du Gers en 2010
(tiré de CAMP, 2013)

Trois grandes régions ou ensembles paysagers se distinguent d'est en ouest du département (Figure 34). Les grandes cultures occupent de larges parcelles du nord-est aux sols argilo-calcaires profonds. Ces paysages forts peu boisés et historiquement peu peuplés concernent principalement la partie est du département.

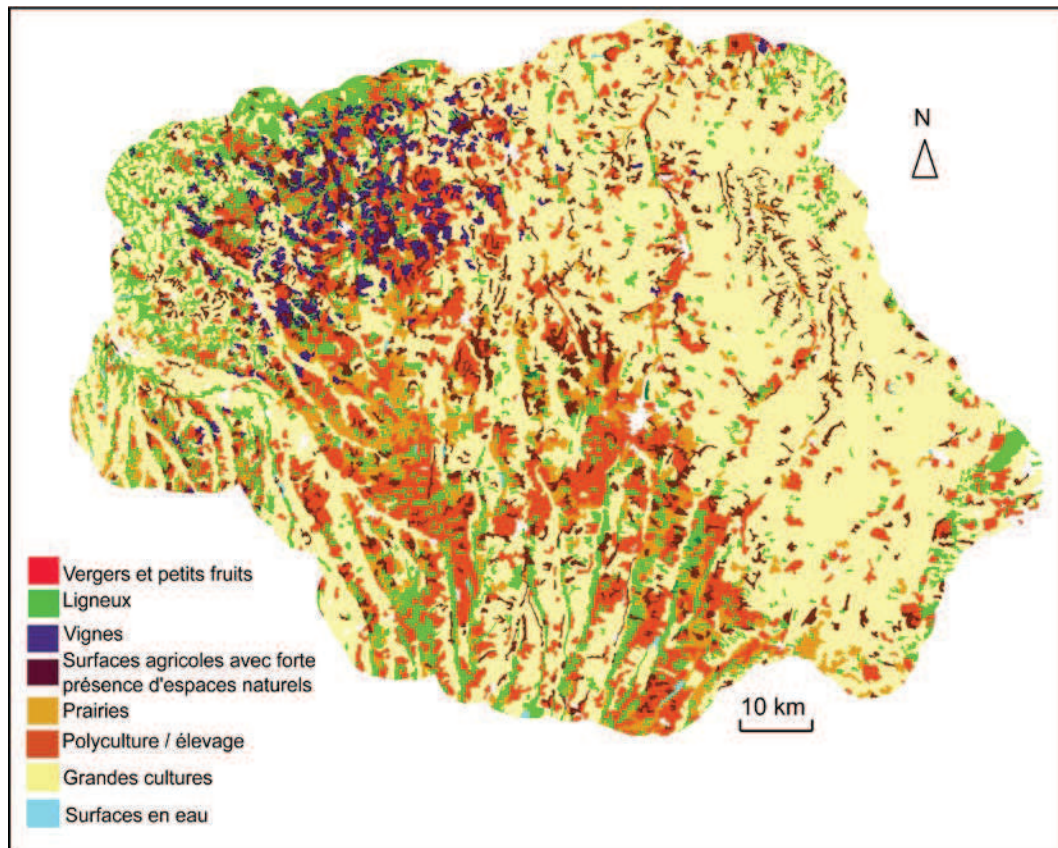


Figure 34 : Cartographie des grands ensembles paysagers agricoles du Gers (*Carte constituée à partir des données Corine Land Cover 2006*).

Une partie intermédiaire comprenant le Ténarèze au nord, le Pays d'Auch et l'Astarac plus au sud, offre un paysage de cultures variées, favorise la présence d'élevages de bovins et de volailles et permet une valorisation sous forme de prairies, des terres peu favorables à la culture. Cependant, ce paysage bocager est en voie de mutation du fait de l'abandon progressif des élevages traditionnels en polyculture-élevage, au profit des systèmes intensifs de type aviculture-maïs. Enfin l'ouest du département, composé de la plaine alluviale de l'Adour et du Bas-Armagnac, est caractérisé par la culture généralisée du maïs, le développement des peupleraies et la faible présence de cheptels. Le Bas-Armagnac, pays peu peuplé aux sols globalement pauvres comporte une forte couverture boisée ainsi que les vignes d'armagnac sur les coteaux (Sirven *et al.*, 2004).

1.3.3.3. Une flore caractéristique des milieux agricoles

La flore du Gers est caractéristique des milieux agricoles. L'inventaire départemental mené par l'ABG (Association Botanique Gersoise) en 2011 a

permis de recenser 1401 taxons (identifiés au rang d'espèce) répartis en 129 familles (ABG, base *eflore*, version 2011 ; Segonds [coord], 2008). Trois familles y sont largement prédominantes: les Asteraceae, les Poaceae, les Fabaceae. Les formations végétales les plus fréquentes sont l'hémicryptophytaie⁴⁷ (780 taxons) et la thérophytaie⁴⁸ (358 taxons), (ABG, base *eflore*, *op.cit.*). 28 % des taxons sont caractéristiques des milieux cultivés, friches et autres zones remaniées et 14 % sont associés à des pelouses et ourlets issus de coteaux calcaires (ABG, base *eflore*, *op.cit.*). La flore gersoise est dominée par des espèces eurasiatiques (23,5 %), européennes (22,3 %) et méditerranéennes (13,5 %) en grande majorité hermaphrodites et entomogames. Les espèces prédominantes sont essentiellement de type ubiquiste. On retrouve ainsi très fréquemment le Plantain lancéolé (*Plantago Lanceolata* L.), la Pâquerette *Bellis perennis* L., la Véronique de perse (*Veronica Persica* Porr.), le Gêranium à feuilles découpées *Geranium dissectum*, la Potentille rampante (*Potentilla reptans*), le Lierre grimpant (*Hedera helix* L.), etc. Parmi l'ensemble de ces taxons, 27 % ont un intérêt nectarifère et / ou pollinifère, et 9 % sont visités par *Apis mellifera* L. voire d'autres hyménoptères (ABG, base *eflore*, *op.cit.* ; Segonds [coord], *op.cit.*).

1.3.3.4. Le Gers du point de vue apicole

La filière apicole gersoise connaît une relative dynamique. En 2008⁴⁹, elle comptabilise 20 205 ruches soit 13 % du cheptel de Midi-Pyrénées (156 403 ruches) et 2 % du cheptel national. Sur les 358 apiculteurs dénombrés, seuls 32 exercent cette activité à plein temps (75 % d'entre eux ayant plus de 300 ruches, et 25 %, au moins 150), 20 disposent d'une activité complémentaire et 306 sont considérés comme des amateurs. Ils détiennent respectivement 15 000, 2000 et 3 000 ruches. 75 % des apiculteurs professionnels disposent toutefois d'un cheptel de plus de 300 ruches.

⁴⁷ L'hémicryptophytaie est une formation végétale composée majoritairement d'hémicryptophytes, soit, de plantes vivaces dont les bourgeons, au niveau du sol, sont dissimulés par des feuilles ou des écailles à la mauvaise saison (Da Lage [coord], Métailié [coord], 2000).

⁴⁸ La thérophytaie est une formation végétale composée majoritairement de thérophytes ou plantes annuelles monocarpiques, dont seules les semences subsistent à la mauvaise saison (Da Lage [coord], Métailié [coord], 2000).

⁴⁹ Une partie des données chiffrées présentes ci-dessous nous ont été communiquées par l'ADAM (Association de Développement de l'Apiculture en Midi-Pyrénées) et proviennent pour l'année 2008 du service vétérinaire de la DDCSPP du Gers (Direction Départementale de la Cohésion Sociale et de la Protection des Populations).

En termes de production, la filière apicole est relativement diversifiée. Elle fournit en moyenne 500 tonnes de miel par an, ainsi que de la gelée royale, de la propolis, du pollen, des reines, des essaims et divers aliments transformés (GEM-ONIFLHOR, 2005).

Bien que les apiculteurs ne représentent que 1 % de la population agricole du département, leur rôle dans la pollinisation des cultures est majeur, notamment en ce qui concerne les surfaces d'oléagineux comme le tournesol (le Gers est le 1^{er} producteur national en 2010 avec 75 000 hectares) ou encore les semences oléagineuses et potagères. Bien que moins importante, l'arboriculture est également concernée (kiwi, vergers de pommiers, etc.), (CAMP, 2013).

À l'inverse, au-delà des paramètres climatiques, la production de miel est elle-même étroitement dépendante de la nature des assolements et des surfaces qui y sont consacrées. Ainsi, la saison apicole s'organise autour de quatre grandes miellées que sont : en avril le colza, en mai l'acacia, en juin le miellat et en juillet le tournesol. La miellée dominante est liée au tournesol. Celles associées à l'acacia ainsi qu'au miellat peuvent fortement varier d'une région à l'autre du département (ADAM, 2005).

Conclusion

Depuis la fin de la seconde guerre mondiale, et sous l'impulsion croissante de la PAC, les paysages agricoles ont subi et continuent de subir d'importantes transformations, notamment en termes d'assolements.

Parallèlement, le constat de l'effondrement des populations de pollinisateurs sauvages et domestiques en milieu agricole est un fait avéré. À l'heure actuelle, une multitude de causes de cet effondrement difficiles à hiérarchiser, sont présentées comme facteurs explicatifs. Les pesticides et les parasites, considérés isolément ou à travers leurs interactions sont souvent énoncés comme causes majeures. Malgré l'apparition de périodes de disette et une homogénéisation des ressources floristiques en milieu agricole, peu d'études questionnent l'impact de la structure du paysage et en particulier de la composante ligneuse, sur la disponibilité de cette ressource ainsi que ses répercussions sur la dynamique des THV des colonies d'abeilles domestiques. C'est cet aspect que nous avons choisi de questionner à travers notre travail de recherche.

Le département du Gers de par sa configuration paysagère et son caractère éminemment agricole est une aire d'étude tout à fait adaptée à la mise en place d'une démarche expérimentale. Cette démarche nécessite toutefois un important dispositif méthodologique qu'il convient de préciser et dont le chapitre 2 fait l'objet.

Chapitre 2 - Approche méthodologique

Introduction

Étudier les interactions entre l'abeille et le paysage implique de définir une méthodologie de terrain. Pour ce faire, deux grands ensembles de données, exogènes et endogènes, ont été collectés. La Figure 35 résume le contenu et l'articulation de ces données.

Les données exogènes nous ont permis de caractériser l'environnement (d'origine naturelle et anthropique) des colonies en tout point de l'espace (couverture en continu), pour chacun des six sites d'étude (Moreau, 2005 ; Laffly, 2005). Elles sont issues d'une multitude de sources : Modèle Numérique de Terrain (et informations dérivées), Registre Parcellaire Graphique, Photos aériennes etc., et se présentent sous la forme de couches d'informations numériques. Intégrées dans un Système d'Information Géographique, elles ont été appréhendées comme des variables explicatives des variations observées en termes d'organisation spatiale de la végétation (soit des ressources trophiques), et de dynamique de développement des colonies.

Les données endogènes sont issues de l'observation de phénomènes *in situ* (Moreau, *op. cit.*; Laffly, *op. cit.*). Dans le cadre de notre recherche, cette seconde phase de collecte nous a conduits à réaliser un suivi simultané de la végétation, des colonies d'abeilles domestiques (THV), et des conditions climatiques locales, pour les différents sites d'étude. Plusieurs types d'informations décrits ultérieurement ont été observés et collectés pour chacune de ces thématiques, impliquant la mise en place d'importants dispositifs méthodologiques. L'étude de la végétation nous a permis d'évaluer le potentiel (offre) de ressources trophiques disponible au sein des différents contextes paysagers. Le suivi des THV nous a renseignés quant à l'adaptation des colonies à ces différents contextes. Enfin les données climatiques nous ont informés sur les caractéristiques locales dites microclimatiques propres à chacun des sites.

*En quoi l'organisation spatio-temporelle de la composante ligneuse du paysage impacte les THV des colonies d'abeilles domestiques de l'espèce *Apis mellifera* L. ?*

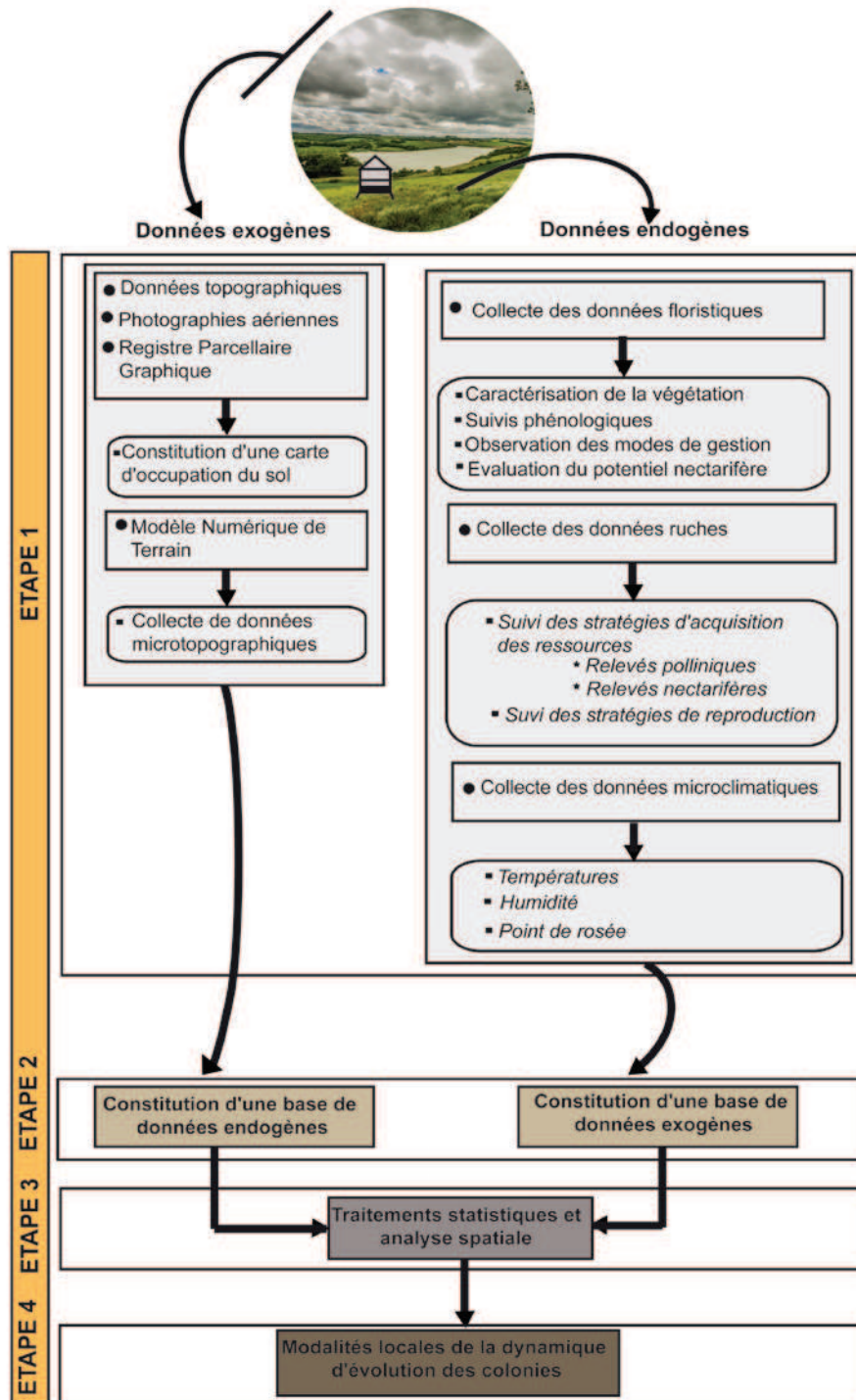


Figure 35 : Démarche méthodologique globale : contenu et articulation des données (adapté d'après Moreau 2005).

À l'issue de ce travail de collecte d'informations, une importante phase d'organisation, de nettoyage et de codage des données s'est avérée nécessaire pour permettre l'application de traitements statistiques et spatiaux (calculs de

métriques paysagères). Dans un premier temps, les bases de données endogènes et exogènes ont été analysées séparément avant d'être mises en relation par le biais de méthodes appropriées telles que les analyses bivariées et multivariées. La confrontation des informations endogènes et exogènes doit nous permettre *in fine* de dégager les modalités paysagères locales les plus influentes quant à la dynamique d'évolution des colonies en milieu agricole, et de caractériser le rôle spécifique de la composante ligneuse.

La « posture » statistique adoptée est comme nous le verrons ultérieurement, volontairement et uniquement descriptive. Aucune hypothèse n'a été posée quant à la forme de la distribution des données, ce qui explique le choix de ne mobiliser que des tests statistiques de types non paramétriques.

2.1. Choix des sites d'étude

L'aire d'étude comme définie au chapitre 1 correspond au département du Gers. Cependant, son étendue bien trop vaste ne permettait pas de mettre en œuvre les protocoles expérimentaux nécessaires à l'acquisition des données. De plus les importantes disparités naturelles et anthropiques présentaient le risque d'introduire un biais trop important quant à l'évolution des colonies. Nous avons donc été amenés à identifier une « sous-aire d'étude » plus homogène, permettant d'identifier six mosaïques paysagères ou sites d'étude échantillons. Bien que ce nombre de sites soit relativement faible du point de vue de la statistique inférentielle, il ne nous a pas été possible au vu de la lourdeur des protocoles à mettre en place, d'en retenir d'avantage.

2.1.1. Délimitation d'une aire d'étude homogène

Comme nous avons pu le constater au cours de l'état de l'art, le développement des colonies d'abeilles domestiques est étroitement dépendant de la nature, de la diversité, de l'abondance et de la phénologie des ressources floristiques disponibles à proximité de la ruche. Ces ressources sont-elles mêmes fortement conditionnées par le contexte pédologique, climatique, géomorphologique, géologique dit « naturel » et le contexte anthropique (pratiques agricoles, surfaces urbanisées). Comparer l'impact de la composante ligneuse sur l'évolution des THV de colonies entre différentes mosaïques paysagères, implique de choisir des sites situés dans un contexte relativement homogène d'un

point de vue naturel et anthropique. Pour ce faire, une importante phase de prospection sur le terrain a été menée durant trois mois (décembre à février 2010), nécessitant au préalable la consultation de données exogènes ainsi que la mise en place d'importants partenariats avec différents spécialistes du département du Gers.

2.1.1.1. Recueil et consultation de données exogènes

Plusieurs supports numériques - essentiellement cartographiques ont été mobilisés (Figure 36, bloc 1). Ils concernent :

- la cartographie des grands ensembles morpho-pédologiques du Gers (CRAMP, 1995). Celle-ci renseigne sur les grands ensembles et les spécificités géomorphologiques et pédologiques du département. Elle nous a permis dans un premier temps, de délimiter une aire de prospection relativement homogène de ce point de vue.
- le Registre Parcellaire Graphique (RPG) de 2008. Ce registre est issu de la Direction Départementale des Territoires (DDT) du Gers. Il correspond à un recensement annuel des cultures présentes dans les parcelles au mois de mai, pour les agriculteurs désirant percevoir les aides de la PAC. Le RPG nous a permis de caractériser les grands ensembles agricoles du Gers et de délimiter une aire au sein de laquelle les assolements sont relativement homogènes. Seules varient les proportions liées aux différents types de cultures.
- les photographies aériennes orthorectifiées du département du Gers, issues de l'IGN (*Institut National de l'Information Géographique et Forestière*) de 2008 nous ont permis d'apprécier et d'estimer la densité et la diversité de la composante ligneuse, de même que la structure globale du paysage.

Le croisement de l'ensemble de ces informations qualifiées d'exogènes, a permis *in fine*, de délimiter une « sous-aire d'étude » plus homogène, facilitant le travail de prospection sur le terrain, nécessaire pour sélectionner les sites échantillons.

2.1.1.2. La mise en place de partenariats

Parallèlement, trois principaux partenariats ont été établis avec des acteurs locaux, spécialistes à plusieurs niveaux, du département du Gers (Figure 36, bloc 2). Ils ont été nécessaires pour valider la sous aire d'étude à prospector, apporter une expertise aidant au choix des sites échantillons, ainsi qu'un appui technique précieux. Ces partenariats concernent :

- l'Association Arbre et Paysage 32 (AP 32)⁵⁰ spécialiste de la composante ligneuse et de « l'architecture » paysagère du Gers. Elle vise à revaloriser l'Arbre en milieu agricole à travers différentes formes d'actions : projets de recherche et développement, conseils et ingénierie, sensibilisation et formation. Dans le cadre de notre étude, elle nous a apporté son expertise quant à l'organisation du paysage gersois, la répartition spatiale et la composition des ligneux. Par l'intermédiaire de certains membres, elle nous a accompagnés sur le terrain lors des phases de prospection. Enfin elle nous a fourni un soutien technique et financier pour la réalisation d'une partie du suivi des colonies.
- l'Association Botanique Gersoise (ABG)⁵¹ spécialiste de la flore et des particularités géomorphologiques et pédologiques du Gers. Elle a pour objectif majeur la réalisation d'un catalogue et d'une cartographie complète de la flore vasculaire de ce département. Fin 2012, l'inventaire comptabilisait plus de 1 410 taxons (déterminés à l'échelle de l'espèce). Ce partenariat nous a permis de localiser les zones les plus homogènes d'un point de vue floristico-pédologique lors de la phase de prospection sur le terrain. Elle nous a également apporté un appui technique pour la réalisation des inventaires floristiques : validation du protocole, contribution à la réalisation d'inventaires, et vérification des résultats floristiques.
- l'Association de Développement de l'Apiculture en Midi-Pyrénées (ADAM)⁵² a pour mission le maintien et le développement de la filière

⁵⁰ <http://www.arbre-et-paysage32.com/>

⁵¹ <http://assobotanique32.free.fr>

⁵² <http://www.adam.itsap.asso.fr>

apicole à l'échelle régionale. Elle joue le rôle d'assistant technique de terrain et d'interlocuteur pour la filière technique à l'échelle nationale. Elle est membre de l'Institut Technique et Scientifique de l'Apiculture et de la Pollinisation (ITSAP). La localisation précise des sites d'étude a été fortement conditionnée, comme nous le verrons ultérieurement, par la présence à proximité de chacun d'eux, d'un apiculteur « référent ». Ce partenariat nous a donc permis d'établir une collaboration avec cinq professionnels apicoles gersois. L'un d'entre eux étant référent pour deux sites (PI et CA). Parallèlement l'ADAM nous a apporté un appui technique, matériel et financier majeur pour la mise en place des protocoles expérimentaux et des observations liées aux colonies. Elle a également facilité la mise en place de nombreux autres partenariats notamment auprès d'instituts tels que l'INRA.

2.1.1.3. Caractérisation de la nouvelle aire d'étude

La prospection a consisté, sur des zones préalablement identifiées par le biais des données endogènes et des expertises apportées par les différents partenaires, à observer et caractériser *in situ* la structure et la composition du paysage. Plusieurs aspects ont été pris en compte, à savoir, les caractéristiques pédologiques, géomorphologiques, botaniques, anthropiques, climatiques (Figure 36, bloc 3) Cette première phase nous a amenés à arpenter une importante partie du département du Gers.

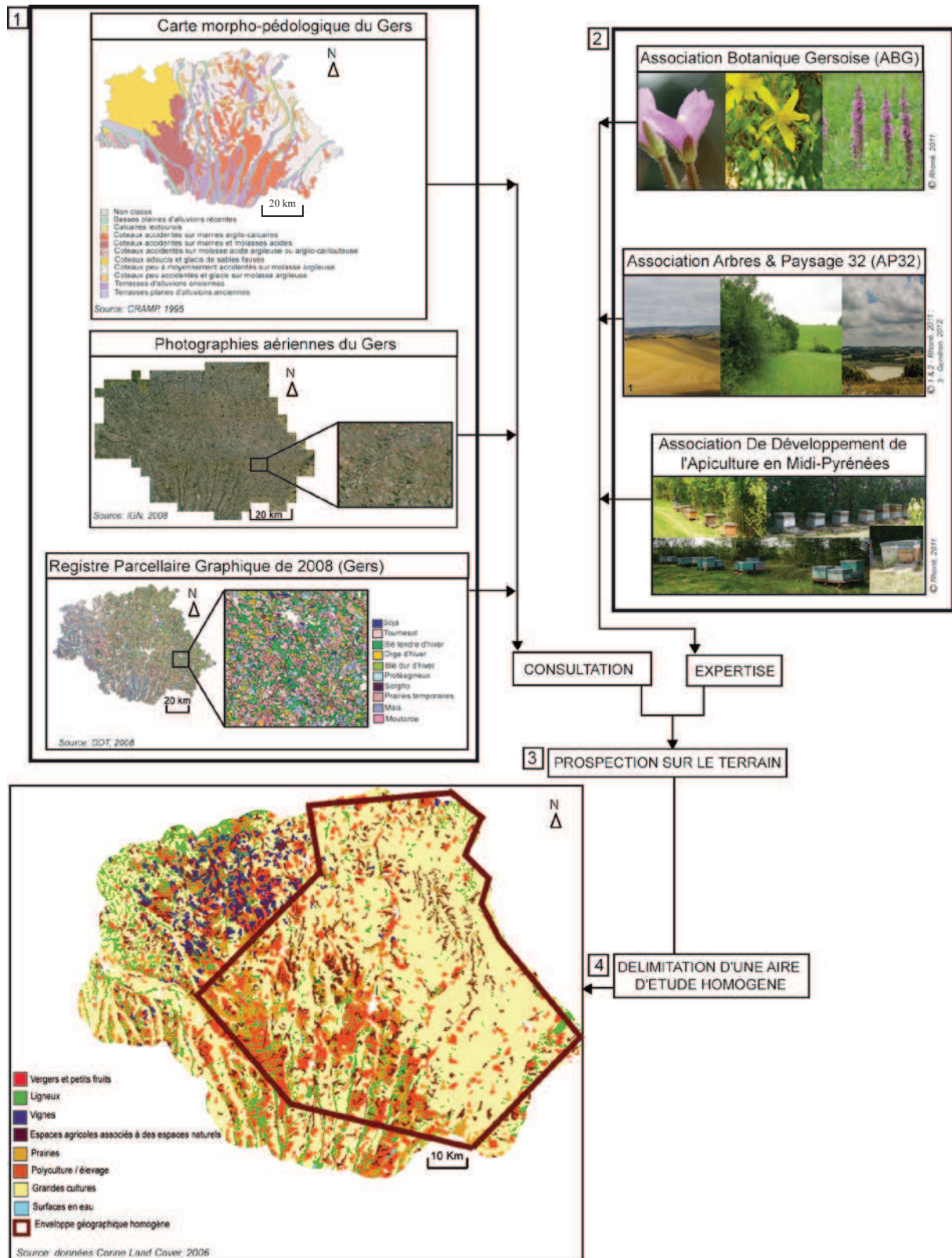


Figure 36 : Méthodologie mise en œuvre pour la délimitation d'une sous-aire d'étude homogène.

À l'issue de cette phase de prospection, nous sommes parvenus à délimiter une « sous-aire » d'étude relativement homogène comme l'indique la figure 2, bloc 4 ci. Celle-ci est bordée d'est en ouest par les vallées de la Garonne et de l'Adour. La limite nord-ouest est marquée par la présence des sables fauves du tertiaire générant des sols relativement acides, favorables à la viticulture (Jamagne, 2011 ; Sirven *et al.*, 2004). La limite sud est marquée par le début de la zone d'influence des Pyrénées. Cette zone d'influence est caractérisée par des coteaux accidentés sur substrat molassique argilo-acides et un climat plus pluvieux que dans le reste du département : 800 à 900 mm d'eau en moyenne par an contre 600 à 800 mm. (CRAMP, 1995 ; Jamagne, *op.cit.* ; Figure 36, bloc 1). Cette particularité nous a donc incités à exclure cette partie du département de l'aire de prospection.

In fine, la « sous-aire » d'étude délimitée est caractérisée par des coteaux plus ou moins accidentés sur substrat molassique marno-calcaire. Les sols dominant sont de type calcosols et rendosols. Les principaux milieux semi-naturels sont les bois et les bosquets. Ils sont dominés par la Chênaie à Chênes sessiles calcophile et par l'Aulnaie-frênaie dans les zones plus humides (ABG, 2009a). Les activités agricoles sont majoritairement orientées vers de la grande culture de type céréales / oléoprotéagineux, et secondairement par de la polyculture / élevage (Sirven *et al.*, *op. cit.*).

La délimitation spatiale de cette nouvelle aire nous a permis de retenir six sites d'études nécessaires à la réalisation des observations *in-situ*. Ces derniers ont été choisis à l'aide d'une procédure d'échantillonnage. Parmi la diversité des méthodes existantes, que nous avons pris soin de rappeler brièvement à l'aide de la figure 3, l'approche stratifiée avec équité des strates a été retenue.

2.1.1.4. Méthode de sélection des sites d'étude

- **Rappel des principales règles d'échantillonnage**

Selon les règles de la statistique résumées entre autre par Buttler et Gillet (1998) dans le cadre de l'étude de la végétation, l'objectif de la mise en place d'une procédure d'échantillonnage est « *d'étudier un fragment de l'ensemble [d'une population] pour juger de celle-ci* » (Buttler et Gillet, 1998), renvoyant de fait à

la statistique inférentielle. L'échantillon doit dès lors être représentatif de cette même population. La mobilisation d'une telle méthode vise à optimiser le travail et à permettre une généralisation de l'information. Elle peut être appliquée à l'étude de la végétation, d'acteurs sociaux sur un territoire, ou encore être mobilisée pour le choix de sites expérimentaux, comme il en est le cas ici. Les principaux plans d'échantillonnage existant, résumés dans la figure 3, sont de type préférentiel, aléatoire, systématique ou encore stratifié. Buttler et Gillet (1998) en évoquent un cinquième non abordé ici, qui concerne l'approche exhaustive. Après avoir testé l'ensemble de ces méthodes, Hirzet et Guisan (2002) en ont conclu que les plans d'échantillonnage systématique et stratifié étaient les plus appropriés au travail de terrain.

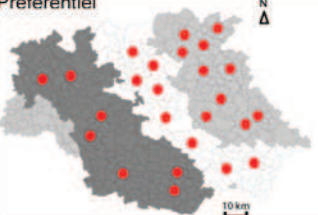
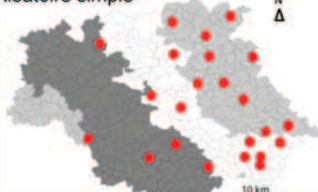

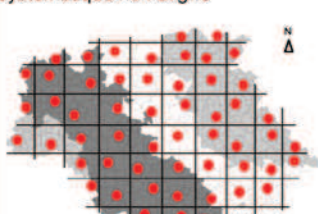

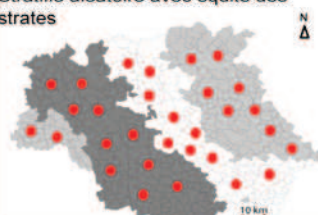



Plan d'échantillonnage	Caractéristiques des principales méthodes
<p>Préférentiel</p> 	<p>1 Le plan d'échantillonnage préférentiel dépend étroitement des choix réalisés par l'opérateur. Caractérisé de subjectif, l'expérience de terrain et un certain "flair" sont les principaux critères mis en oeuvre.</p> <p>L'exploitation quantitative de l'échantillon est limitée, ce dernier n'étant pas vraiment représentatif de la population statistique étudiée. Les conclusions que l'on peut en tirer, de même que leur portée, restent limitées. Cette méthode donne de bons résultats dans des mains exercées.</p>
<p>Aléatoire simple</p> 	<p>2 Ce plan consiste à prélever au hasard et de façon indépendante n unités d'échantillonnage d'une population de N éléments. Chaque élément de l'ensemble a la même probabilité <i>a priori</i> d'être pris en considération dans l'échantillon.</p> <p>Cette méthode peut générer un fort déséquilibre spatial dans la répartition des points d'échantillonnage. De plus elle nécessite une identification préalable des différents éléments de la population afin de procéder au tirage au sort.</p>
<p>Systématique</p> 	<p>3 A partir d'un maillage uniforme, ce plan consiste en un échantillonnage de n éléments à intervalles réguliers au croisement de deux axes, à partir d'un premier point pris au hasard. Le choix du premier point détermine la composition de tout le reste de l'échantillon.</p> <p>Cette méthode permet de couvrir l'ensemble de l'aire d'étude, cependant elle nécessite un balayage de tous les éléments de la population ce qui n'est pas toujours possible. Il y a un risque de fausser "systématiquement" les résultats.</p>
<p>Systématique non-aligné</p> 	<p>4 La méthode systématique non-alignée se base sur le même principe que le plan d'échantillonnage systématique. La seule variation concerne la position des points qui est aléatoire, au sein de chacune des mailles, au lieu d'être au croisement de deux axes. Cette méthode permet de couvrir l'espace de manière relativement homogène.</p> <p>Elle est un peu plus souple que l'approche systématique "simple".</p>
<p>Stratifié aléatoire proportionnel</p> 	<p>5 Cette méthode consiste à subdiviser une population hétérogène en sous-populations ou strates plus homogènes, <i>mutuellement exclusives et collectivement exhaustives</i> (il s'agit ici des trois formes d'entités agricoles). Un échantillon indépendant est par la suite prélevé au sein de chacune des strates en appliquant un plan d'échantillonnage aléatoire, systématique ou préférentiel. La détermination de l'effectif des échantillons est ici proportionnelle à l'effectif (surface) de chacune des strates. Cette méthode permet une précision optimale.</p> <p>Une erreur dans l'évaluation du poids des strates peut entraîner un biais important.</p>
<p>Stratifié aléatoire avec équité des strates</p> 	<p>6 Ce plan d'échantillonnage est basé sur le même principe que la méthode stratifiée aléatoire proportionnelle. Seule la détermination de l'effectif des échantillons prélevés par strate est modifiée. L'équité des strates consiste à relever le même nombre d'éléments dans chaque strate, en vertu d'une importance scientifique égale des différentes strates.</p> <p>Le risque étant de surestimer l'importance de certaines d'entre-elles.</p>
<p>Légende</p> <p>  Grandes cultures  Grandes cultures et polyculture/ élevage  Polyculture / élevage </p>	

Figure 37 : Synthèse des principales méthodes d'échantillonnage (tableau réalisé à partir des travaux de Buttler et Gillet, 1998 et Moreau, 2005). L'espace est ici divisé en secteurs homogènes du point de vue agricole.

- **Une approche stratifiée avec équité des strates**

Le principal paramètre stratificateur retenu pour le choix des sites correspond au gradient de présence de ligneux. Comme décrit au chapitre 1, ce gradient est nettement marqué à l'échelle du département du Gers. L'est, étroitement lié à de la grande culture, dispose d'un maillage relativement épars à l'inverse de l'ouest d'avantage associé à des pratiques de polyculture / élevage, ayant permis un maintien plus important de ligneux.

Partant de ce constat, nous avons pu identifier au sein de l'aire d'étude redéfinie, trois strates relativement homogènes « *mutuellement exclusives et collectivement exhaustives* », (Figure 38), (Buttler et Gillet, 1998).

- La strate 1 se caractérise par une forte présence de ligneux de type chênaies / saulées, sous forme de forêts, bois, haies, et ripisylves. Le système de polyculture / élevage est prédominant et favorise le maintien d'importantes surfaces de prairies (Tableau 4). Du point de vue de la structure, cette strate est considérée comme fermée, du fait de la forte présence de ligneux. Cette particularité sera quantifiée et caractérisée avec précision au chapitre 3.
- La strate 3 comporte à l'opposé une très faible surface de ligneux essentiellement sous forme de bosquets, haies et ripisylves, de type chênaies / saulaies, relativement dégradés (Tableau 4). Les grandes cultures et en particulier les céréales sont prédominantes. Cette strate est qualifiée d'ouverte, du fait de la très faible présence de ligneux.
- Enfin la strate 2, à l'interface entre les strates 1 et 3 comporte une surface de ligneux « intermédiaire » de type chênaies / saulées, avec une forte présence de bois, bosquets, haies et ripisylves (Tableau 4). On y observe une alternance entre polyculture et grandes cultures. L'élevage est nettement moins présent, voire résiduel. Cette strate est considérée comme semi-ouverte, du fait de la présence relative de ligneux.

Le choix d'un plan d'échantillonnage stratifié nous a permis, contrairement à l'approche systématique, de conserver une certaine maîtrise quant à l'emplacement des sites d'étude. Dans le cadre de la méthode systématique, la

position du premier point détermine l'emplacement des suivants (Figure 37). Le critère lié au gradient de présence de ligneux s'avère donc plus compliqué à mettre en place et implique de retenir un grand nombre de sites, donc de disposer de moyens matériels et humains plus conséquents.

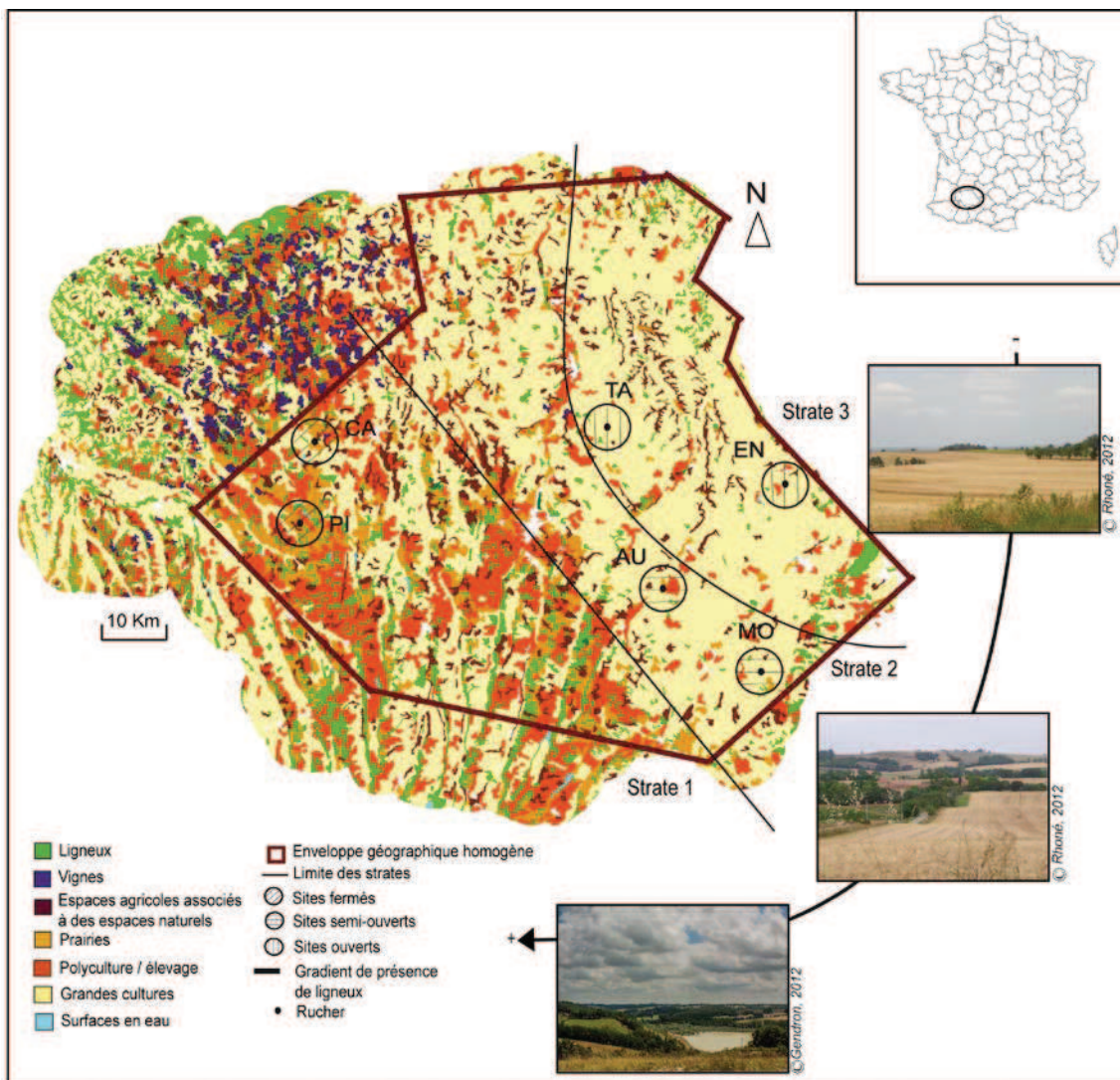
Dans notre cas, nous sommes partis du postulat selon lequel les trois strates retenues offrent des contextes paysagers différents mais néanmoins comparables pour le développement des colonies. Afin d'évaluer leur impact, nous avons choisi de retenir deux sites pour chaque strate. Cette approche par équité des strates nous a permis de disposer à minima d'une répétition par « modalité ».

• Localisation et caractéristiques des sites d'étude

Le choix de l'emplacement des sites d'étude au sein de chacune des strates, s'est fait par le biais d'une procédure d'échantillonnage préférentielle. Cette méthode s'est imposée face à la nécessité de prendre en compte trois nouveaux critères de sélection. Critères étant incontournables pour permettre une comparaison inter-sites des données endogènes. Ils concernent :

- le maintien d'une distance d'au moins 10 km entre le centre du site « A » et la bordure extérieure du site « B » le plus proche (Figure 38). Les butineuses pouvant parcourir jusqu'à environ 10 km voire 12 km (Levin, 1961 ; Gary *et al.*, 1978 ; Seeley, 1995 ; O'Neal et Waller, 1984), le maintien d'une telle distance devait permettre d'éviter au maximum les risques d'autocorrélation spatiale.
- une surface équivalente pour chacun des sites, correspondant à un cercle d'un rayon de 3 km à partir du rucher placé au centre (Figure 38). Bien que Steffan-Dewenter et Khun (2003) évaluent la distance moyenne parcourue par les butineuses en milieu agricole à 1 526 m, plusieurs travaux évoquent une distance de 2 km (Janssens *et al.*, 2006 ; Buchmann et Shipman, 1991) voire 2,5 km (Odoux *et al.*, 2012). Afin de garantir la présence d'un maximum de butineuses au sein des sites échantillons, nous avons préféré retenir le double de la distance requise, à savoir 3 km de rayon.
- le dernier critère retenu concerne la présence d'un apiculteur « référent » par site. Bien que nous ayons réalisé l'essentiel du suivi des colonies y

compris en dehors des phases d'observation (périodes d'hivernage, visites de fin d'été et de début du printemps, nourrissements etc.) la présence d'un apiculteur était requise pour assurer le prêt de matériel apicole (hausses, corps de ruches), la gestion de la récolte du miel, des maladies contagieuses comme la loque américaine (*Paenibacillus larvae*), l'apport de conseils pour le suivi des colonies etc. Via la mise en place d'un partenariat par l'intermédiaire de l'ADAM, cinq apiculteurs ont accepté d'être référent d'un rucher par site. L'un d'entre eux ayant à charge deux ruchers : PI et CA.



Cette démarche méthodologique nous a permis d'identifier avec précision les six sites d'étude tout en respectant l'ensemble des critères établis (Figure 38). Leurs

principales caractéristiques naturelles et anthropiques sont présentées de manière synthétique dans le tableau 1.

Types de sites	Sites	Coordonnées		Situation	Altitude (m)	Géomorphologie	Géologie	Pédologie	Agriculture	Formations végétale ligneuses dominante	Cartographie des sites
		Latitude	Longitude								
Fermés	Saint-Pierre-d'Aubeziès (PI)	43°64	0°17	Entre l'Astarac et le Bas Armagnac	131-256	Coteaux escarpés	Marnes / calcaires	Calcosols, rendzines	Polyculture-élevage	Forêts / bois, chênaies / saulaies	
	Castillon-Debats (CA)	43°73	0°19	Entre l'Astarac et le Ténarèze	138-237	Coteaux escarpés	Marnes et calcaires / sables bigarrés	Calcosols, rendzines, brunisols	Polyculture-élevage	Forêts / bois, chênaies / saulaies	
Intermédiaires	Monblanc (MO)	43°47	1°01	Entre le Savès Toulousain et l'Astarac	166-315	Coteaux moyennement escarpés	Formations de pente, marnes / calcaires	Calcosols, luvissols	Polyculture, peu d'élevage	Haies / bois / bosquets, chênaies / saulaies	
	Aurimont (AU)	43°57	0°83	Entre le Savès-Toulousain et l'Astarac	115-263	Coteaux moyennement escarpés	Formations de pente, marnes / calcaires	Calcosols, luvissols	Polyculture, peu d'élevage	Haies / bois / bosquets, chênaies / saulaies	
Ouverts	Encausse (EN)	43°70	1°05	Dans le Savès-Toulousain	153-279	Coteaux étirés	Formations de pente, marnes / calcaires	Calcosols	Grandes cultures	Bosquets / haies, chênaies / saulaies	
	Taybosc (TA)	43°77	0°72	Dans la Lomagne gersoise	118-264	Coteaux étirés	Formations de pente, marnes / calcaires, alluvions	Calcosols	Grandes cultures	Bosquets / haies, chênaies / saulaies	

Tableau 4 : Principales caractéristiques naturelles et anthropiques des sites d'étude

Ce tableau fait clairement apparaître un gradient paysager est-ouest tant du point de vue géomorphologique, géologique, pédologique, agricole, qu'en terme de présence des ligneux.

Bien que le nombre de sites retenu pour cette étude soit peu élevé du point de vue de la statistique inférentielle (Hurlbert, 1984), il correspond, au regard du potentiel matériel et humain à disposition, à la limite maximale permettant de mener à bien les observations de terrain. Cette faible représentativité doit inciter le lecteur à considérer les résultats présentés en partie 2 et 3, comme des tendances qu'il conviendra de confirmer ultérieurement via la mobilisation d'un plus grand nombre de sites. Cette seconde étape fait l'objet d'un futur projet post-doctoral, comme nous avons déjà pu l'évoquer au chapitre 1.

Toutefois, cette « viabilité » statistique est à relativiser si l'on regarde avec attention les approches méthodologiques développées dans le cadre de travaux similaires (portant sur le même thème et ou présentant le même type de protocole expérimental). En effet, par an, les observations ne portent guère sur un nombre plus élevé de sites : 5,3 en moyenne pour les huit études présentées dans le tableau 5.

APPROCHES METHODOLOGIQUES SIMILAIRES											
Objet de l'étude	Pays	Aire(s) d'étude(s)	Contexte paysager	Abeille domestique <i>Apis mellifera</i> L.	Nombre de colonies suivies par site	Nombre total de sites observés	Surface des sites d'étude	Nombre de sites observés par an	Nombre d'années d'expérimentation	Références bibliographiques	Remarques
Evaluer l'influence des jachères florales sur l'évolution des THV des colonies d'abeilles domestiques	France	Centre, Poitou-Charentes, Midi-Pyrénées, Rhône Alpes	zones de grande culture	X	10 à 12 colonies (renouvelées chaque année)	8 (2 par région)	1,5 km de rayon	8	2 ans (2006-2007)	Decourtye et al., 2008	
Analyser l'influence du contexte paysager sur la collecte de pollen d'eucalyptus (<i>Eucalyptus</i> sp.) par deux espèces d'abeilles domestiques indigène (<i>Melipona obscurior</i>) et non indigène (<i>Apis mellifera</i> L.)	Brésil	Nord-est de Rio Grande do Sul	forêt tropicale	X	6 (3 par espèce)	2	3 km de rayon	2	1 an (Avril 2009 à Avril 2010)	Higert-Moreira et al., 2014	
Evaluer la diversité des ressources floristiques fournies par les agrosystèmes en zone de céréaliculture intensive, et les caractéristiques physico-chimiques des pollens collectés par les colonies d'abeilles domestiques	France	Poitou-Charentes	zones de grande culture	X	10 colonies	1	2,5 km de rayon	1	1 an (2006)	Odoux et al., 2012	
Comparer le spectre pollinique collecté par quatre sous-espèces d'abeilles domestiques	Allemagne	Région de Tannus	zone agricole	X	4 colonies	1	non définie	1	3 ans (juin-septembre 1998, 1999, 2000)	Köppler et al., 2007	
Etude de l'évolution phénologique de la végétation et des pollens collectés par l'abeille domestique	Grèce	Sud-est de la Thessalonique	espace agricole	X	4 colonies	1	non définie	1	2 ans (Mars-Novembre 2003, 2004)	Dimou et Thrasivoulou, 2007	
(1) Evaluer l'impact de systèmes de cultures actuels en zone de céréaliculture intensive sur les populations d'abeilles domestiques. (2 & 3) Analyser l'influence conjuguée de l'intensification de l'agriculture et de la dynamique spatio-temporelle des ressources florales en contexte paysager agricole, sur a) les choix de butinage opérés par les colonies, b) l'évolution de leurs traits d'histoire de vie.	France	Zone Atelier Plaine et Val de Sevre – Poitou-Charentes	zones de grande culture	X	3 colonies suivies en permanence et 2 colonies de contrôle	50	1,5 km de rayon	10	5 ans (2008-2012)	(1) Decourtye et al., 2012; (2) Requier, 2013; (3) Odoux et al., 2014	Plusieurs études sont issues de ce même dispositif expérimental (cf. références bibliographiques citées)

Tableau 5 : Bilan du nombre de sites mobilisés pour l'étude des interactions abeille / paysage dans différents travaux de recherche.

Une récurrence des observations menées sur plusieurs années et sur plusieurs sites (différents d'une année sur l'autre) est une des rares possibilités pour élargir de manière significative l'échantillon. À l'échelle internationale, à l'heure actuelle et à notre connaissance, seul le dispositif mis en place sur la Zone Atelier « Plaine et Val de Sèvre » permet de répondre à une telle exigence, les moyens matériels et humains étant à disposition (Odoux *et al.*, 2014 ; Requier, 2013 ; Decourtye *et al.*, 2012). Dans le cadre de notre étude, afin de faire ressortir au maximum l'effet du paysage sur la dynamique des colonies, il nous a semblé plus pertinent de travailler sur des ruchers fixes et de conserver ainsi les mêmes terrains d'étude durant toute la phase d'expérimentation (2010-2011).

Après avoir présenté le choix des terrains d'étude, il convient d'explicitier la méthodologie mise en œuvre pour la collecte des données exogènes. Cependant, il importe au préalable de préciser que les sites « EN » et « MO » à l'est du Gers, se situent en partie sur le département de la Haute-Garonne. Cette position intermédiaire est uniquement le fait d'un découpage administratif. Les caractéristiques naturelles et anthropiques de ces derniers reflétant bien les particularités de l'éventail gascon décrites au chapitre 1. Bien que nous ayons été amenés à mobiliser certaines données issues des services administratifs de la Haute-Garonne, nous avons estimé qu'il n'était pas justifié de présenter les particularités pédoclimatiques, géomorphologiques, géologiques, agricoles etc., de ce département, trop éloignées de la réalité de ces deux terrains d'étude.

2.2. Collecte et constitution des bases de données exogènes

La collecte des données exogènes vise à construire une base d'informations géographiques permettant de caractériser l'environnement paysager des six sites d'étude en vue zénithale, dans la continuité de l'espace qu'ils occupent. Cette collecte implique:

- la mobilisation de deux types de documents : thématiques et généraux,
- la mise au point d'une cartographie détaillée des formes d'occupation du sol à l'aide d'une typologie préétablie.

2.2.1. Documents généraux : cartes et images

Les documents généraux collectés concernent les limites administratives extraites des données topographiques ainsi que les photos aériennes.

2.2.1.1. Données topographiques

Les données topographiques correspondent à une mesure et une représentation sur un plan ou une carte des objets constitutifs du paysage, d'origine naturelle et anthropique. Fournies par l'IGN⁵³, ces données sont regroupées sous le nom de BD TOPO® (Base de Données Topographiques), et classées selon différentes thématiques : administratif, orographie, végétation, toponymie etc. Dans le cadre de notre recherche, seules les données liées aux limites administratives communales et départementales du Gers et d'une partie de la Haute-Garonne ont été mobilisées (Figure 40, encadré A-1). Projetées en Lambert 93, elles se présentent au format vectoriel et ont une précision de l'ordre du mètre. Elles nous ont permis :

- de faire apparaître le contour administratif du département du Gers,
- d'identifier les communes sur lesquelles se situent les six sites d'étude
- de mettre en place un travail d'enquêtes de terrain auprès d'agriculteurs et d'apiculteurs, dont les premiers résultats non présentés dans cette thèse sont disponibles dans l'article de Guillaume *et al.* (sous presse).

2.2.1.2. Les photographies aériennes

Les photographies aériennes orthorectifiées constituent le second type de document général mobilisé. Elles sont fournies par l'IGN sous le nom de BD ORTHO® (Base de Données Orthophotographiques). Cette base de données correspond à une mosaïque numérique d'orthophotographies couleurs, rectifiées dans la projection pour être adaptées à toute portion de territoire. Ces orthophotographies au format raster sont issues de Prises de Vues Aériennes numériques ou PVA. Chacune des dalles constitutives de la mosaïque correspond à un carré de 1 km de côté. Dans le cadre de notre recherche, les orthophotographies mobilisées couvrent l'ensemble du département du Gers et

⁵³ <http://professionnels.ign.fr/>

une petite partie de la Haute-Garonne (Figure 40, encadré A-2). Leur résolution est de 50 cm. Elles datent de 2008. Leur système de projection est en Lambert 93. Elles nous ont permis :

- de mettre en place une typologie hiérarchisée des formes d'occupation du sol via un important travail de photo-interprétation
- de réaliser, sur la base de cette typologie, une cartographie détaillée des formes d'occupation du sol pour chacun des six sites d'étude

2.2.2. Données thématiques

Les données thématiques concernent d'une part le Registre Parcellaire Graphique ou RPG, soit la nature des assolements agricoles mis en place en 2010 et 2011 ; d'autre part des informations issues directement et indirectement du Modèle Numérique de Terrain ou MNT, liées à la microtopographie.

2.2.2.1. Le Registre Parcellaire Graphique

Le RPG se présente sous la forme d'un système d'informations géographiques. Mis à jour de façon annuelle, il renseigne sur la nature des cultures présentes au 1^{er} Mai, au sein de chaque ilot. Un ilot désigne un ensemble contigu de parcelles culturales exploitées par un même agriculteur. Chaque ilot est géoréférencé et comporte des données alphanumériques dont la nature et la surface respective des parcelles de cultures qui le constituent (Figure 39). La localisation précise des parcelles au sein de chaque ilot, de même que le nom du ou des exploitants et ou des propriétaires ne sont pas précisés.

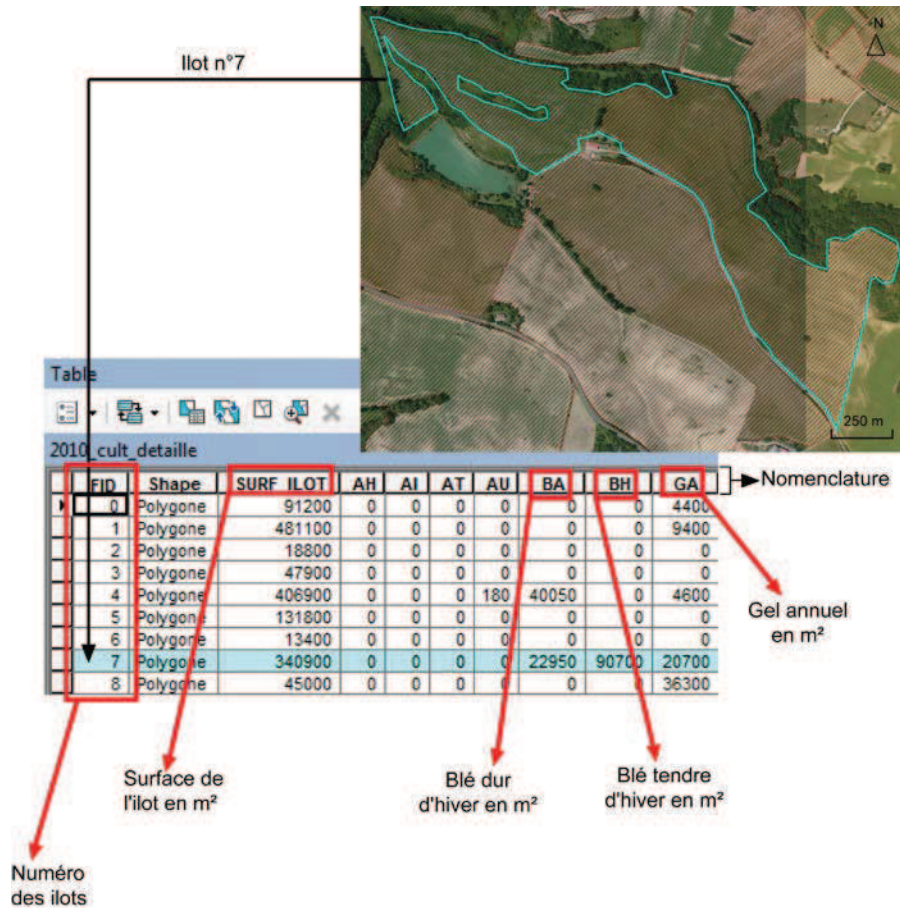


Figure 39 : Organisation de la base de données liée au Registre Parcellaire Graphique

Ces données sont issues de la télé-déclaration (télépac) réalisée chaque année à partir des orthophotographies de l'IGN, par les agriculteurs souhaitant percevoir les aides de la PAC. Le RPG est administré par l'Agence des Services des Paiements (ASP), et mis à disposition par la Direction Départementale des Territoires (DDT). Les cultures mentionnées sont définies selon une nomenclature composée de 199 types (Figure 39). La résolution est d'ordre métrique et le système de projection est en Lambert 93.

Dans le cadre de notre recherche, cette donnée a été acquise auprès des DDT du Gers et de la Haute-Garonne pour les années 2010 et 2011 (Figure 40, encadré B3). Elle nous a permis de réaliser un suivi spatio-temporel des cultures implantées annuellement, sans avoir à mener de campagnes de terrain fort coûteuses en temps et en moyens humains. La connaissance des types de cultures, de leurs surfaces et de leurs positionnements dans l'espace offre des informations stratégiques pour caractériser l'environnement des différents ruchers et évaluer le

potentiel des ressources trophiques disponibles tout au long de la saison et à différentes échelles spatiales.

Malheureusement, le RPG comporte d'importantes limites qui le rendent difficile à exploiter et à intégrer dans une nouvelle base d'informations géographiques. Plusieurs raisons sont à évoquer :

- l'absence de délimitation spatiale de l'information à l'échelle de la parcelle rend complexe l'analyse spatiale des données « culturelles » ainsi que leur représentation cartographique. De même le calcul d'indicateurs paysagers (fragmentation, connectivité etc.) ne peut être appréhendé qu'à l'échelle de l'ilot et non de la parcelle, rendant les résultats plus généraux.
- la méthode de délimitation spatiale des ilots dans le RPG ne prend pas en compte la présence des surfaces semi-naturelles pérennes non déclarées au titre des SIE. Par conséquent, de nombreuses haies, ripisylves, arbres isolés etc., ont été intégrés aux ilots de culture. Cette forme de représentation a induit d'importants problèmes de superposition des données lors de la combinaison dans une même couche, du RPG et de la carte d'occupation du sol (hors cultures), réalisée parallèlement. Ces problèmes d'ordre technique nous ont obligés à mettre au point une procédure de nettoyage relativement complexe, impliquant trois mois de travail.
- enfin, initialement le RPG est structuré de telle manière qu'un seul et même ilot est représenté autant de fois dans l'espace cartographique, qu'il comporte de type de cultures. Autrement dit un ilot disposant de trois types de cultures est représenté par trois polygones superposés dans l'espace cartographique. Par conséquent, dans la table attributaire, ces polygones apparaissent successivement sur trois lignes distinctes, tout en comportant le même code de référence « ilot⁵⁴ ». L'utilisation de cette donnée a été rendue possible après une importante phase de restructuration et de nettoyage, dont les étapes sont précisées en annexe (Annexe 4, étape 1 - point 1).

⁵⁴ Dans la Figure 39, la table attributaire présentée correspond à celle obtenue après nettoyage et restructuration de la base de données.

2.2.2.2. Le Modèle Numérique de Terrain

Un dernier type de données exogènes a été mobilisé, à savoir le MNT ou Modèle Numérique de Terrain réalisé à partir de données d'altitude. Il correspond à une représentation 3D de la topographie d'une zone terrestre, quelle qu'elle soit. Les objets de surface tels que le bâti ou la végétation ne sont pas pris en compte dans le modèle. Dans le cadre de cette recherche, le MNT mobilisé en mode raster, d'une résolution de 25 m, couvre l'ensemble des sites (Figure 40, encadré B4 et 5). Il provient de la BD ALTI ® de l'IGN. Trois types d'informations permettant de caractériser chacun des pixels de l'image, en ont été extraits :

- l'altitude, exprimée en mètres ;
- la pente, exprimée en degrés ;
- l'orientation, exprimée en degrés.

L'acquisition de ces données nous a permis :

- de définir avec une plus grande précision la microtopographie, soit l'environnement paysager immédiat des différents ruchers,
- d'évaluer l'impact des particularités microtopographiques sur la distribution spatiale de la végétation (celles-ci étant considérées comme variables explicatives de la répartition de la végétation).

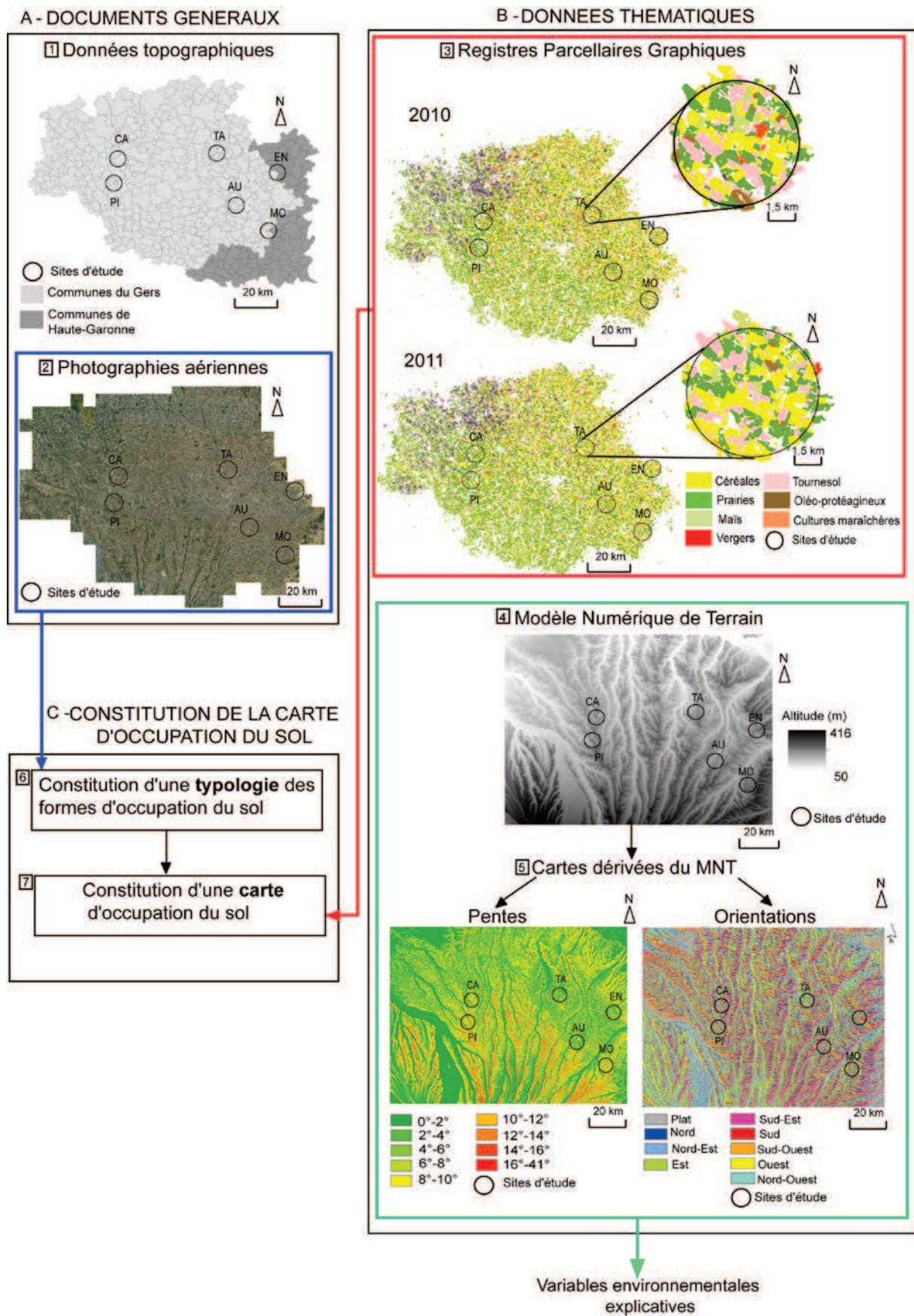


Figure 40 : Procédure de collecte des données exogènes

2.2.3. Constitution de la carte d'occupation du sol

Le travail de collecte des données exogènes a pour objectif de permettre une description et une caractérisation du paysage en vue zénithale. Il implique la mise au point d'une cartographie détaillée des formes d'occupation du sol à l'aide d'une typologie hiérarchisée.

2.2.3.1. Mise au point d'une typologie hiérarchisée

- **Éléments de définitions**

Selon la FAO (1998) la cartographie de l'occupation du sol peut être succinctement définie comme « *[la spatialisation et la caractérisation] de la couverture physique observable au sol par des techniques de relevés de terrain ou de télédétection aérienne ou spatiale. [Cette cartographie] comprend la végétation (naturelle / spontanée et cultivée), [les composantes de] l'aménagement du territoire (habitat, routes etc.) qui occupent la surface de la terre, ainsi que l'hydrographie, les surfaces glaciaires, rocheuses et sableuses* ». Les formes d'occupation du sol se différencient de l'usage dont elles peuvent faire l'objet. « *L'utilisation du sol fait [en effet d'avantage] référence à la fonction [ainsi qu'aux] modes d'utilisation des terres, soit, aux activités entreprises pour produire des biens et des services* ». La caractérisation de ces usages contrairement à l'identification des formes d'occupation du sol, nécessite un important travail d'enquêtes de terrain. Bien que cela semble intéressant pour évaluer l'impact du paysage sur différents types de processus écologiques dont la dynamique de colonies d'abeilles domestiques, l'ampleur du travail requis ne nous a pas permis d'intégrer une telle approche.

- **Approche méthodologique**

Cartographier l'occupation du sol implique au préalable une identification et une définition des entités spatiales (haies, bois, bâti etc.) à retenir par le biais d'une typologie. La nature de ces entités de même que le niveau de détail sont conditionnés par les objectifs de l'étude et par le ou les processus questionnés (Burel et Baudry, 2006). Un bois peut ainsi être appréhendé comme une simple tache uniforme, ou être décomposé en deux entités spatiales distinctes : la lisière

et l'intérieur du bois du fait, si l'on souhaite l'appréhender sous le prisme de la ressource trophique.

Dans le cadre de notre recherche, étudier l'impact du paysage sur la dynamique de colonies implique de disposer d'une connaissance détaillée de l'occupation du sol. Or, selon Burel et Baudry (2006) « *la résolution [soit] le grain de l'information, [ou] la taille du plus petit objet représenté* » permet de définir le niveau de détail retenu. Pour une espèce, dans le cadre de l'étude de processus écologiques, le grain désigne selon Kotliar et Wiens (1990) « *la plus petite échelle à laquelle l'organisme opère des différenciations dans l'espace ; à des échelles plus fines, il perçoit l'espace de façon homogène et ne réagit à aucune structure* ». Dans notre cas, la taille du plus petit objet a été associée à celle d'un arbre isolé à maturité recouvrant une surface au sol de 14 m²⁵⁵. Ce choix se justifie du fait :

- de la faible *étendue*⁵⁶ retenue pour chacun des sites d'étude, à savoir un cercle de 6 km de diamètre (Figure 38), rendant possible une approche détaillée de l'occupation du sol ;
- de la capacité des butineuses à localiser les zones de ressources trophiques à une échelle relativement fine ;

La contrepartie d'un tel choix se traduit par l'absence de cartes d'occupation du sol adaptées aux enjeux de notre recherche. Ainsi, celle issue de la base de données Corine Land Cover (CLC) est intéressante de par la nomenclature proposée mais dispose d'une échelle au 1 / 100 000 et d'un grain de 25 hectares, tous deux trop importants pour permettre une quelconque utilisation. Nous avons donc été amenés à réaliser notre propre cartographie à partir de l'élaboration d'une typologie détaillée des formes d'occupation du sol.

Selon Robert *et al.* (1977), le principe d'une typologie est de permettre « *l'analyse et la classification d'une réalité complexe* » afin d'appréhender l'espace de manière cohérente. Nous avons donc choisi de nous baser

⁵⁵ 14 m² correspond à la plus petite surface relevée sur la carte d'occupation du sol réalisée.

⁵⁶ L'*étendue* renvoie ici à la notion telle qu'employée et définie en écologie du paysage, en particulier dans l'ouvrage de Burel et Baudry (2006, 6^{ème} ed.).

essentiellement sur la méthode mise en œuvre pour la constitution de la base de données Corine Land Cover (MEDDE, 2011). Chaque poste d'occupation du sol y est défini comme une entité spatiale homogène, elle-même caractérisée par les spécificités biophysiques de la surface qu'elle recouvre et non par l'utilisation qui en est faite en termes socio-économiques. La typologie y est organisée de manière hiérarchique, selon trois niveaux emboîtés. Chaque niveau comporte un certain nombre de postes d'occupation du sol, permettant d'appréhender le paysage en vue zénithale, à différents degrés de précision.

Au vu de cette approche, nous avons également choisi d'organiser notre typologie de manière hiérarchique.

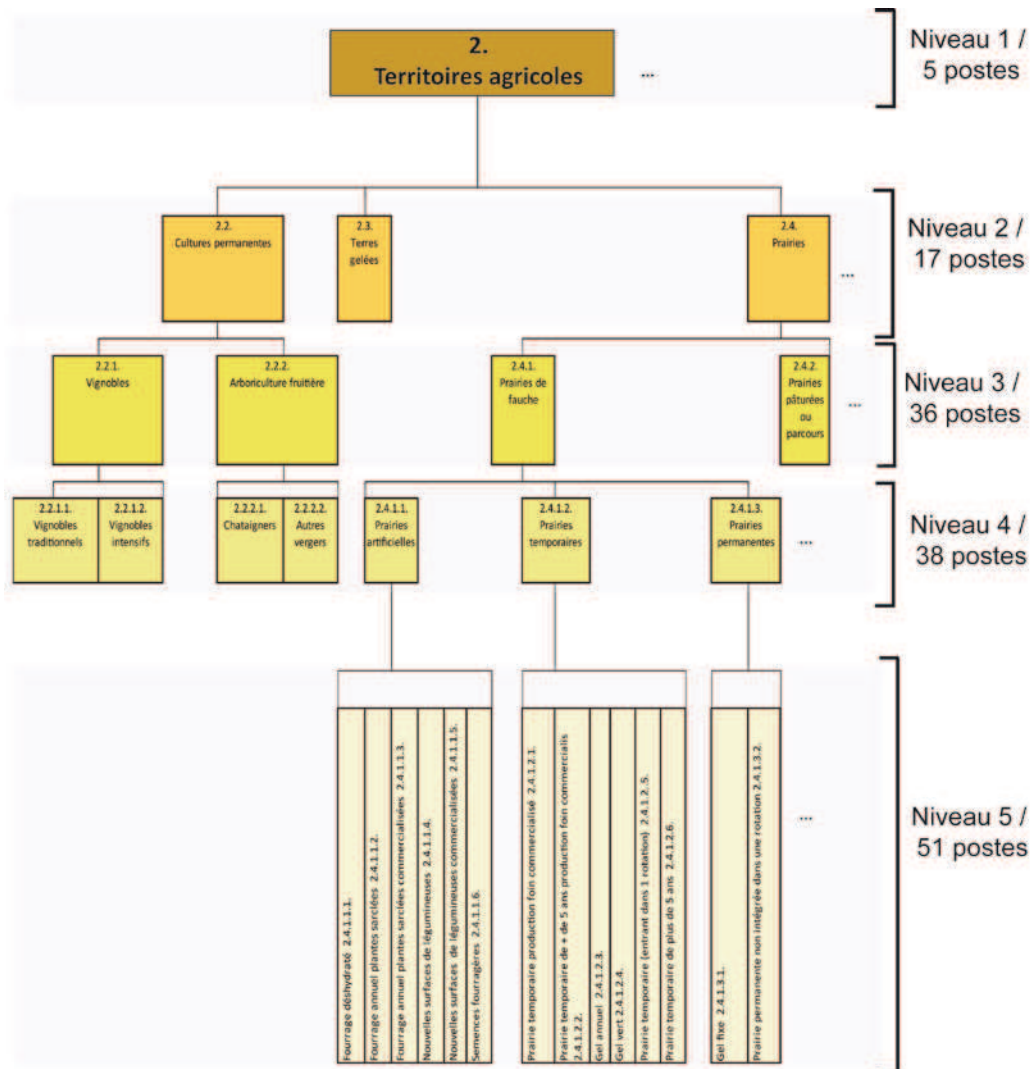


Figure 41 : Extrait de la typologie des formes d'occupation du sol

Celle-ci s'organise en cinq niveaux (Figure 41). Chacun d'eux se caractérise par un certain nombre de postes d'occupation du sol. Ces postes ont été définis selon trois critères : (1) l'homogénéité spatiale, (2) l'homogénéité biophysique et (3) l'intérêt nectarifère et ou pollinifère potentiel. Un code spécifique répertorié dans la table attributaire a été attribué à chacun des niveaux et des postes d'occupation du sol. Les codes ont été construits sur le même principe que celui mis en place pour la nomenclature Corine Land Cover (Tableau 6) ; MEDDE, 2011). L'identification et la caractérisation des types de postes ont été réalisées à l'aide (1) d'importantes recherches bibliographiques, (2) d'un premier travail de photo-interprétation mené à partir des photographies aériennes de l'IGN présentées en amont, et (3) de nombreuses phases d'observation sur le terrain (Figure 42, étape 1a et 2a). Pour plus de clarté, chaque poste a été défini avec précision au sein d'une nomenclature (Tableau 6). Celle-ci apparaît dans sa totalité en annexe (Annexes 5 et 6).

La typologie obtenue s'organise de la façon suivante. Le premier niveau comporte cinq types de postes d'occupation du sol (territoires artificialisés, territoires agricoles, forêts et milieux semi-naturels, zones humides, surfaces en eau) directement empruntés à la nomenclature Corine Land Cover. Il fait référence « *[aux] grands postes d'occupation du sol repérables à l'échelle de la planète* » (MEDDE, 2011 ; Figure 41). Il permet d'établir si besoin, un lien entre les deux bases de données. Le deuxième niveau comporte 17 postes, le troisième 36, le quatrième 38 et le cinquième 51 (Figure 41). Chaque niveau inférieur est une déclinaison plus précise du précédent. Le dernier d'entre eux (niveau cinq), renvoie aux différents types de cultures issus du Registre Parcellaire Graphique. Ces cultures ont été intégrées au sein de la typologie après modifications. En effet, la conservation de 51 types de cultures ne présentant pas d'intérêt du point de vue de l'étude des interactions entre l'abeille et le paysage, nous avons opéré certains regroupements à l'échelle des ilots, notamment entre les pois d'hiver et les pois de printemps, ou encore les différentes formes de fourrage etc. (Annexe 5). La carte d'occupation du sol issue de cette typologie n'intègre donc que les quatre premiers niveaux, le dernier étant uniquement présenté afin de rendre compte au lecteur des différents regroupements effectués (Annexe 5).

CODES	NOMENCLATURE	DEFINITIONS	SOURCES	
2.	Territoires agricoles	Terres mises en valeur et exploitées à des fins de production végétale et animale	Clément (Dir.), 1981	Niveau 1
2.1.	Terres arables cultivées	Terres cultivables, mises en cultures	Clément (Dir.), 1981	
2.1.1. (de 2.1.1.1. à 2.1.1.3.)	Céréales (Céréales mixtes; Maïs; Sorgho)	Ensemble de cultures intensives menées à grande échelle et associées à une importante mécanisation. Elles sont cultivées principalement pour leurs grains, leur paille et le fourrage après une récolte à l'état vert.	Clément (Dir.), 1981	Niveau 2
2.1.2. (de 2.1.2.1. à 2.1.2.5.)	Oléagineux (Autres oléagineux; Chanvre; Colza; Lin; Tournesol)	Les oléagineux sont des plantes cultivées spécifiquement pour leurs graines ou leurs fruits riches en matières grasses, dont on extrait de l'huile à usage alimentaire, énergétique ou industriel.	Clément (Dir.), 1981; CETIOM (http://www.cetiom.fr/glossaire/)	
2.1.3. (de 2.1.3.1. à 2.1.3.2.)	Cultures horticoles (Plantes maraîchères; plantes floricoles)	Ensemble des cultures vivrières et comestibles de type légumières de plein champ, maraîchères ou potagères.	Clément (Dir.), 1981; Rameau (Dir.) et al., 1996	Niveau 3
2.1.4. (de 2.1.4.1. à 2.1.4.4.)	Autres (Autres cultures; Autres utilisateurs; Hors culture aidée; Usages non agricoles)	Terres arables à usage agricole et non agricole, non défini.	-	
2.1.5. (de 2.1.5.1. à 2.1.5.8.)	Protéagineux (Autres protéagineux; Féveroles; Pois; Protéagineux fourragers; Soja; Lentilles; Sarrasin)	Ensemble des plantes essentiellement cultivées pour la production de protéines	Clément (Dir.), 1981	Niveau 3
2.1.6.	PAC non déclarée	Espaces agricoles non déclarés auprès de la PAC.	-	
2.2.	Cultures permanentes	Cultures vouées à rester plusieurs années consécutives, sans interruption	Clément (Dir.), 1981	Niveau 3
2.2.1.	Vignobles	Surfaces plantées de vignes.	MEDDE, 2011 (Nomenclature Corine Land Cover)	
2.2.1.1.	Vignobles traditionnels	Vignobles ayant préservés leur flore caractéristique, généralement soumis à un traitement léger.	Rameau (Dir.), Guibal, Bissardon, 1996	Niveau 3
2.2.1.2.	Vignobles intensifs	Vignobles généralement nettoyés de leur strate herbacée, soumis à un traitement intensif.	Rameau (Dir.), Guibal, Bissardon, 1996	
2.2.2. (de 2.2.2.1. à 2.2.2.2.)	Arboriculture fruitière (Châtaigniers et autres vergers)	Parcelles plantées d'arbres fruitiers ou d'arbustes fruitiers de haute et basse tige : cultures pures ou mélanges d'espèces fruitières, arbres fruitiers en association avec des surfaces toujours en herbe.	Rameau (Dir.), Guibal, Bissardon, 1996	Niveau 3
2.3.	Terres gelées	Le gel des terres ou la mise en jachère correspondent à une interruption des pratiques culturales sur une portion de terres arables, (incluse dans le cycle agricole) pour une durée variable. Le gel annuel correspond à une surface non productive entrant dans la rotation des parcelles de l'exploitation. Le gel spécifique (faune sauvage, floristique et apicole) est voué à la protection du gibier et à la préservation de la biodiversité. Dans notre typologie, seul le gel spécifique est concerné par cette catégorie. Les autres formes de gel sont incluses dans la catégorie prairies temporaires et ou permanentes.	Da Lage (Coord.), Métaillé (Coord.), et al., 2000	
2.4.	Prairies	Formations herbeuses denses et continues des milieux tempérés, naturelles ou artificielles principalement composées de graminées, graminoides et de phorbes destinées à être fauchées ou pâturées.	Da Lage (Coord.), Métaillé (Coord.), et al., 2000	Niveau 3
2.4.1.	Prairies de fauche	Formations herbeuses denses et continues des milieux tempérés, naturelles ou artificielles principalement composées de graminées, graminoides et de phorbes destinées à être fauchées.	Da Lage (Coord.), Métaillé (Coord.), et al., 2000	
2.4.1.1.	Prairies artificielles	Prairies composées d'un petit nombre d'espèces souvent d'une seule légumineuse pérenne. Elle ne dure qu'un deux ou plus rarement 3 ans (luzerne...).	Clément (Dir.), 1981	Niveau 4
2.4.1.2.	Prairies temporaires	Culture d'une ou plusieurs graminées prairiales, amendée, destinée à être fanée ou ensilée et qui occupe une sole pendant une durée variable.	Clément (Dir.), 1981	
2.4.1.3.	Prairies permanentes (semi-naturelles)	Surface engazonnée de durée en principe illimitée, non assolée, qui n'a été ni labourée ni ensémençée, et dont la flore complexe est composée d'espèces issues de la végétation herbacée locale.	Clément (Dir.), 1981	Niveau 4
2.4.2.	Prairies pâturées ou parcours	Surfaces en herbes de très faible productivité, présentant souvent des affleurements rocheux, parcourue par des troupeaux de bovins, ou plus généralement, d'ovins. Les parcours peuvent également désigner des surfaces en herbe sur lesquelles sont élevées des volailles.	Clément (Dir.), 1981	

Tableau 6 : Extrait de la nomenclature associée à la typologie des formes d'occupation du sol

À l'inverse, au niveau quatre, toutes les cultures présentant un intérêt potentiel en terme d'apports en ressources nectarifères et ou pollinifères ont été conservées. Cela concerne notamment le maïs (*Zea mays*), le sorgho (*Sorghum sp.*), le chanvre (*Cannabis sp.*), le colza (*Brassica napus*), le lin (*Linum sp.*), le tournesol (*Helianthus annuus*) etc. Il en est de même pour quelques-unes des autres formes d'entités paysagères, qui bien qu'appartenant au même type de poste d'occupation du sol, ont été déclinées en sous catégories.

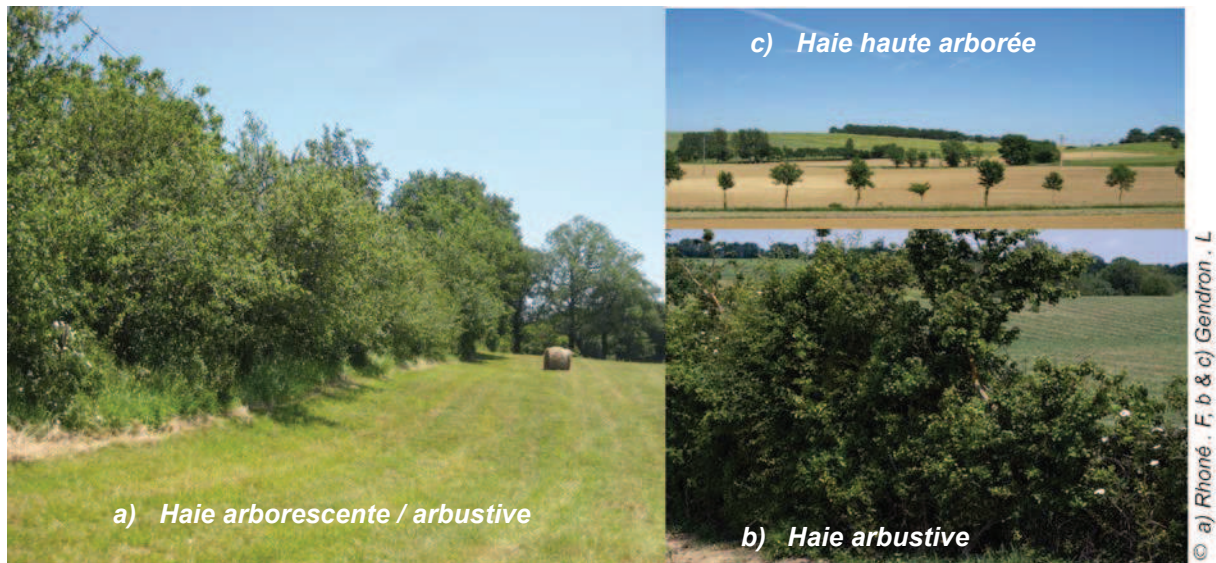


Photo 3 : Variabilité phytosociologique de différentes haies

Cela concerne les haies, les jardins et les ripisylves présentes au niveau trois (Annexe 5). Un tel découpage se justifie du fait de l'importante variabilité phytosociologique de ces éléments paysagers dont les répercussions en termes de potentiel de ressources nectarifères et pollinifères ne sont pas à négliger. Ainsi une haie arborescente et arbustive décrite selon Baudry [coord.] et Jouin [coord.] (2003) comme « *ayant un recouvrement des strates arborescentes et arbustives de densité moyenne* » offrira une quantité de ressources trophiques nettement différente d'une haie arbustive voire d'une haie haute arborée (Photo 3).

Comme nous le verrons ultérieurement, le regroupement entre les différents postes d'une même catégorie a été adapté en fonction des objectifs de l'étude. Après avoir détaillé la méthode mise en œuvre pour l'élaboration de la typologie, il convient de présenter brièvement celle retenue pour la spatialisation de ces entités.

2.2.3.2. Spatialisation des formes d'occupation du sol

La carte d'occupation du sol est issue d'un long travail d'interprétation des photographies aériennes de l'IGN datant de 2008, et de nombreuses vérifications sur le terrain (Figure 42).

Dans un premier temps, seules les entités spatiales non associées aux parcelles de cultures ont été cartographiées en mode vecteur (Figure 42, étapes 1a,2a,3a). Bien que cette méthode soit fastidieuse, elle nous a semblé plus adaptée et fiable - au vu du niveau de précision requis (le mètre) - que l'approche par la télédétection automatique. Chacune des entités (ou poste) a donc été représentée dans l'espace par un polygone - constitué d'un ensemble de points successifs reliés entre eux par un seul et même segment - à partir des photographies aériennes. Comme précisé précédemment, ces différentes entités ont été répertoriées dans la table attributaire à l'aide d'un code spécifique mis au point lors de l'élaboration de la typologie. Plusieurs critères ont servi à l'identification et à la délimitation de ces entités sur les photos aériennes :

- la forme des objets ;
- la taille ou mesure de leur superficie ;
- la tonalité ou leurs caractéristiques colorimétriques ;
- la texture (lisse, rugueuse etc.).

Parallèlement à ce travail de vectorisation, il s'est avéré nécessaire de réorganiser et de nettoyer les bases de données liées au Registre Parcellaire Graphique de 2010 et 2011 (Figure 42, étapes 1b et 2b ; Annexe 4, étape 1), leur structuration initiale les rendant de prime abord, inutilisables. La dernière étape a consisté à associer ces deux couches d'information par le biais d'une longue procédure (Figure 42, étape 4 ; Annexe 4, étape 2).

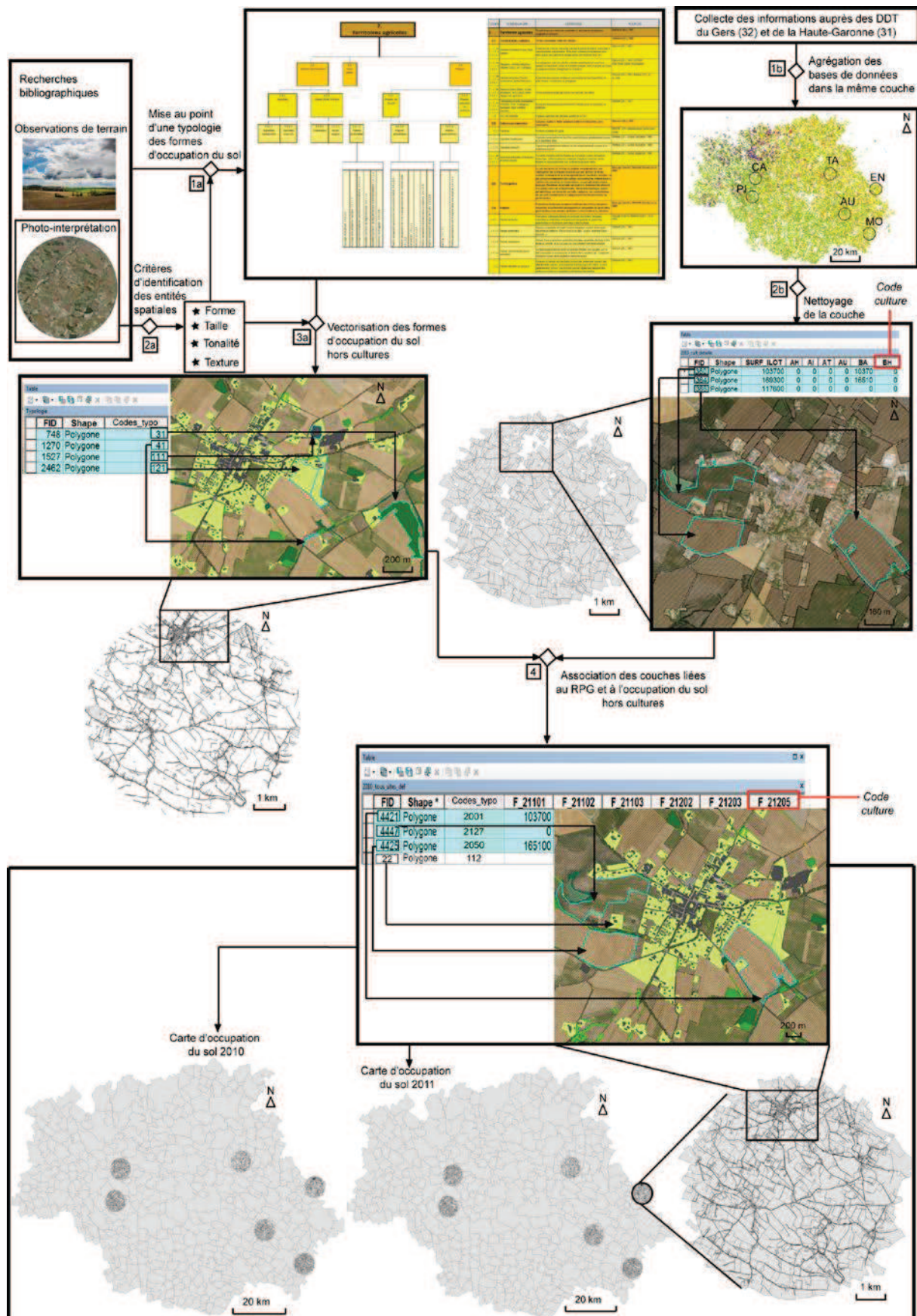


Figure 42 : Approche méthodologique globale pour la constitution de la carte d'occupation du sol

Il importe de préciser que la couche d'information créée à partir des éléments *non cultivés* est la même pour 2010 et 2011. Seules les informations issues du RPG sont différentes. Deux raisons expliquent ce choix :

- seules les photographies aériennes datant de 2008 étaient disponibles lors du travail de vectorisation,
- nous sommes partis des postulats selon lesquels : les formes d'occupation du sol non associées aux parcelles cultivées ne connaissent pas de modifications majeures d'une année sur l'autre ; les changements potentiels pouvant augurer sur ces mêmes éléments paysagers ne sont pas suffisamment importants pour impacter significativement la dynamique de développement des colonies (à l'inverse des assolements).

Deux cartes d'occupation du sol résultent de ce long travail, l'une intégrant les types de cultures déclarés en 2010, l'autre ceux de 2011 (Figure 42, étape 4).

2.3. Collecte des données endogènes

Après avoir présenté les différentes méthodes mises en œuvre pour la collecte des données exogènes, il convient de préciser celles mobilisées pour les données endogènes.

2.3.1. Modalités d'observations sur les six sites échantillon

Les données exogènes nous ont permis d'acquérir des informations au niveau paysager le plus fin, *in situ*, (Laffly, 2005) et d'appréhender ainsi la dynamique spatio-temporelle des trois types de données observées :

- la végétation ;
- les colonies d'abeilles domestiques ;
- les conditions climatiques locales.

Une des spécificités de notre démarche réside dans l'approche phénologique mise en œuvre pour la collecte de l'ensemble de ces informations. Celle-ci consiste en l'étude « *des manifestations physionomiques [marquant] le cycle de développement d'une plante, d'une végétation, d'une espèce ou autre, selon un rythme en général saisonnier et en relation directe ou non, avec le climat* »

(Da Lage [coord.] et Métailié [coord.], 2000). La dynamique de développement des colonies et de la végétation étant étroitement dépendantes des saisons, l'approche phénologique nous a semblé la plus adaptée pour appréhender l'étude des interactions entre l'abeille et le paysage, comme nous le verrons ultérieurement (Guerriat, 2000).

2.3.1.1. Étude de la composition floristique

Les inventaires botaniques ont été réalisés à l'aide d'une stagiaire spécialisée en biologie végétale et sous contrat pour une durée de 6 mois. Les méthodes et les protocoles ont été validés par deux botanistes du laboratoire GEODE ainsi qu'un botaniste spécialiste de la flore du Gers, partenaire de notre recherche par le biais de l'Association Botanique Gersoise (ABG).

L'étude de la végétation vise à répondre à deux objectifs :

- le premier consiste en une caractérisation de la diversité et de la dynamique spatio-temporelle des différents cortèges⁵⁷ floristiques ;
- le second vise à analyser le potentiel de ressources nectarifères et pollinifères disponible tout au long de la saison. Il se traduit par l'identification des espèces d'intérêt pour l'abeille domestique, ainsi que par la mise au point d'un indicateur de Potentiel de Production de Miel, exprimé en kg / ha, dit PPM.

- **Stratégie d'échantillonnage à l'échelle paysagère**

Au vu des contraintes temporelles, des distances à parcourir (en moyenne 45,75 km entre chacun des sites) et afin répondre aux objectifs fixés, la mise en place d'un plan d'échantillonnage applicable aux six sites d'étude s'est avérée nécessaire. Parmi les principales méthodes existantes et synthétisées précédemment, l'approche stratifiée aléatoire avec équité des strates a été privilégiée (Figure 37), (Buttler et Gillet, 1998).

Celle-ci consiste, comme nous l'avons vu, à subdiviser une population hétérogène en sous populations ou « strates » plus homogènes. Un échantillon indépendant est par la suite prélevé au sein de chacune des strates en appliquant

⁵⁷ La notion de cortège floristique fait ici référence à l'ensemble des espèces végétales présentes.

un plan d'échantillonnage de type aléatoire, systématique ou encore préférentiel (Buttler et Gillet, 1998). Le paramètre stratificateur peut-être de nature qualitative ou quantitative (Buttler et Gillet, 1998).

Dans le cadre de notre recherche, ce paramètre d'ordre qualitatif a été défini sur la base de critères biophysiques faisant référence à l'occupation du sol. Afin de faire porter les relevés botaniques sur un maximum d'habitats, 47 types de strates ont été identifiés, correspondant à différents postes d'occupation du sol présents aux niveaux 2, 3 et 4 de la typologie⁵⁸ (Figure 43 - point 1a). Ces strates ont été regroupées en cinq supra-strates correspondant au niveau un de la typologie : (1) les territoires artificialisés, (2) les territoires agricoles, (3) les forêts et milieux semi-naturels, (4) les zones humides et enfin, (5) les surfaces en eau. Parmi les postes d'occupation du sol retenus, seuls ceux disposant d'un couvert végétal ont été pris en considération. Ceux faisant référence au tissu urbain, aux réseaux de communication, ou ne permettant pas de caractériser la nature de l'occupation du sol (autres, Pac non déclarée) n'ont donc pas été comptabilisés.

Enfin, les parcelles de cultures composées d'une seule strate de végétation et associées à de la monoculture (orge, sorgho, blé, colza, tournesol, maïs etc.) ont été regroupées en deux grandes catégories : céréales d'une part et oléo-protéagineux d'autre part, générant de fait un moins grand nombre de relevés dans ce type de strate ou poste d'occupation du sol. Un des principaux objectifs de cette recherche étant d'étudier le rôle spécifique des ligneux dans l'apport de ressources nectarifères et pollinifères, nous avons fait le choix de mener un plus grand nombre d'observations au sein de postes associés à des habitats de type semi-naturels et à des parcelles de cultures comportant plusieurs strates de végétation (vergers, résineux, peupleraies etc.) plutôt qu'au sein d'entités paysagères associées à de la monoculture unistratifiée (maïs, colza, tournesol, blé, orge etc.). Les relevés menés au sein de ces dernières consistaient avant tout à apporter des informations concernant les adventices et les messicoles présentes ; le RPG permettant de renseigner sur la nature de la culture implantée soit, sur le couvert végétal dominant. Ce choix justifie le fait que le pourcentage

⁵⁸ Les unités élémentaires présentées dans la typologie renvoient à différents types de postes d'occupation du sol. Chacun de ces postes pouvant par ailleurs contenir un ou plusieurs types d'habitats.

des stations échantillonnées au sein de la supra-strate « territoires agricoles », soit moins important que celui associé à la catégorie « forêts et milieux semi-naturels » (Figure 43 - point 2).

Le choix du nombre des points échantillonnés se base sur l'approche par équité des strates (Buttler et Gillet, 1998). Ainsi sur les 47 strates identifiées, trois répétitions ont été réalisées, soit un total de 138 stations⁵⁹ pour l'ensemble des six sites. L'idéal préconisé par Buttler et Gillet (1998) est d'une dizaine d'observations par strate, mais un tel quota n'a pu être atteint du fait des contraintes temporelles et humaines. Malgré tout, l'approche adoptée permet de garantir une certaine rigueur scientifique et statistique.

⁵⁹ L'absence de certaines strates sur certains sites n'a pas toujours permis de retenir les trois stations exigées pour chacune des strates. À l'inverse il est arrivé parfois, que plus de trois stations aient été retenues par strate. Cependant lors du traitement des données seules trois d'entre elles ont été conservées.

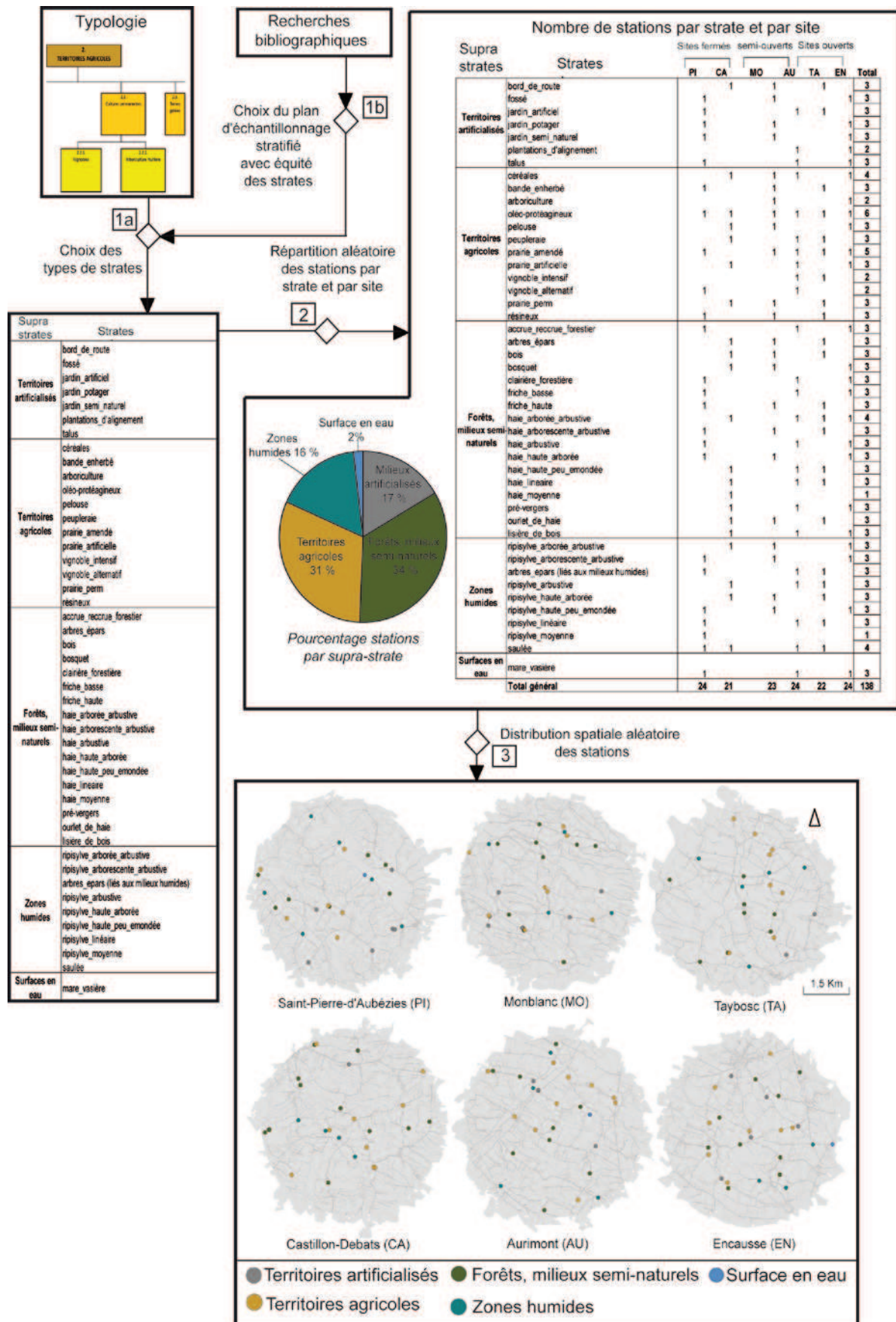


Figure 43 : Organisation du plan d'échantillonnage

Pour optimiser la quantité de relevés et respecter le nombre de répétitions, les 47 strates ont été observées non pas par site mais par catégorie de sites : fermés, semi-ouverts et ouverts, ce qui représente en moyenne 23,5 strates et stations⁶⁰ par site. Le choix initial des sites basé (entre autre) sur des critères d'homogénéité pédologique et floristique a rendu possible une telle procédure d'optimisation.

Enfin, l'approche aléatoire a été retenue pour ce qui est du choix de la nature des strates observées par site et de la répartition spatiale des points échantillonnés (Figure 43 - point 3). Malgré l'aspect aléatoire, nous avons tenté de favoriser une couverture maximale de la surface de chacun des sites via une distribution spatiale relativement homogène de l'ensemble des points d'observation.

- **Stratégie d'échantillonnage « à l'intérieur de l'élément paysager » (Géhu, 1980)**

Critères mis en œuvre pour le positionnement des stations

Par la suite, trois critères fondamentaux de nature floristico-écologique ont conditionné le choix de l'emplacement des stations au sein de chacune des strates. Ces derniers correspondent à :

- l'homogénéité structurelle liée à la physionomie de la station (stratification, formes biologiques, recouvrement etc.) ;
- l'homogénéité floristique déterminée par la répétitivité de la combinaison floristique (Meddour, 2011 ; Rameau, 1985) ;
- l'homogénéité écologique liée au microrelief, au microclimat, à l'exposition, à l'altitude, à la pente, à l'impact de l'homme etc. (Meddour, *op. cit.*).

Ces critères nous ont amené lors des relevés à différencier les lisières des bois et des bosquets, de l'intérieur de ces derniers, de même que les ourlets de haies essentiellement herbacés, de la partie arbustive et arborescente voire arborée. Ces distinctions ont été faites d'un point de vue botanique, bien que ces différentes

⁶⁰ Seule une station par strate et par couple de site a été observée.

entités spatiales n'aient pu être différenciées lors de la constitution de la base de données cartographique.

Calcul de la surface échantillonnée

Bien que nous n'ayons pas prétention à réaliser des inventaires floristiques phytosociologiques impliquant l'identification d'associations végétales, nous nous sommes permis quelques emprunts méthodologiques pour plus de rigueur scientifique. Ainsi, une fois l'emplacement des stations choisi, il s'est avéré nécessaire de déterminer la surface d'observation ou aire-échantillon de chacun des relevés (Buttler et Gillet, 1998). L'objectif recherché étant que l'inventaire couvre une aire suffisante pour que les espèces recensées soient représentatives des différents habitats étudiés, sans toutefois allonger inutilement les temps d'observation (Moreau, 2005). La méthode de l'aire minimale a donc été mobilisée. Celle-ci correspond à la surface de l'aire-échantillon au-delà de laquelle le nombre des taxons inventoriés n'augmente plus que de manière négligeable (Gillet *et al.*, 1991). Autrement dit, selon Dajoz (2000), l'aire minimale renvoie « *à la plus petite surface nécessaire pour que toutes les espèces soient représentées* ». Elle peut connaître d'importantes variations selon la nature de la strate observée. Ainsi, elle ne dépasse pas plus de 2 m² dans le cas d'une pelouse dense de montagne mais peut atteindre plusieurs km² dans le désert (Moreau, 2005 ; Dajoz, *op.cit.*).

La courbe aire-espèces, ou courbe d'accroissement du nombre d'espèces en fonction de la surface permet de matérialiser cette aire minimale (Gounot, 1969 ; Godron, 1971 ; Guinochet, 1973), (Figure 44 - point 4).

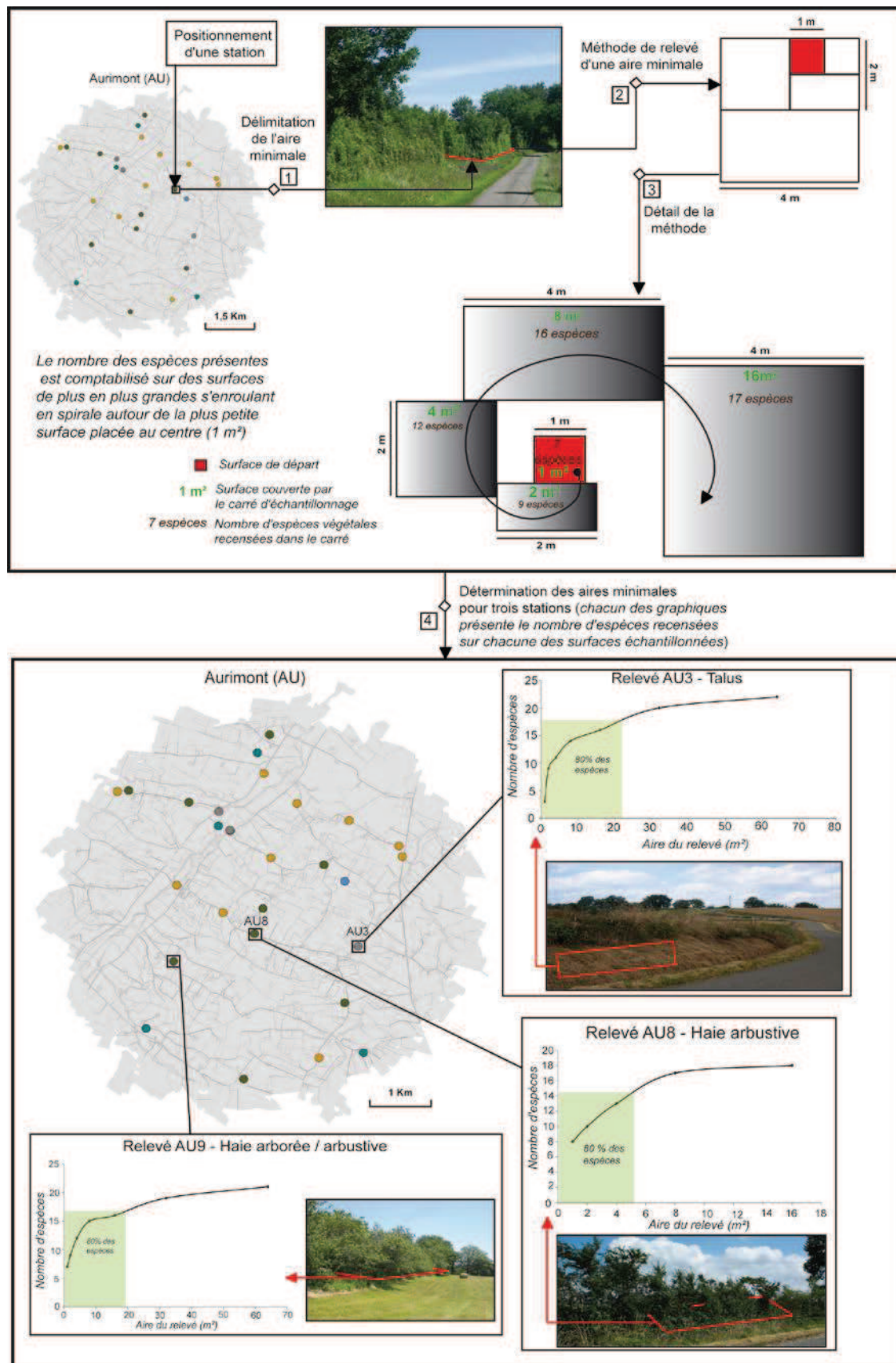


Figure 44 : Méthode de calcul de l'aire minimale (*inspiré de Moreau, 2005*)

La méthode la plus communément admise pour le calcul de cette aire consiste à délimiter une surface unique composée de parcelles imbriquées. Les surfaces sont doublées à partir d'une surface initiale (dont la taille doit être adaptée au milieu), seulement lorsque l'enregistrement de nouvelles espèces est constaté (Dierschke, 1994), (Figure 44 - points 2 et 3). Le positionnement de la première parcelle doit respecter les conditions d'homogénéité structurelle, floristique et écologique vues précédemment. Aucune règle générale n'impose de forme pour les aires-échantillon. Pour des raisons pratiques, les surfaces carrées sont généralement privilégiées. Toutefois, la forme définitive est souvent déterminée par l'organisation spatiale de la communauté végétale à échantillonner (Buttler et Gillet, 1998).

Lorsque le milieu est relativement homogène, le nombre d'espèces nouvelles qui s'ajoute lors du doublement de la surface d'échantillonnage tend à diminuer rapidement à partir d'une certaine superficie. Ce phénomène est généralement significatif d'une saturation de la valeur du nombre total d'espèces, propre à chaque communauté (Buttler et Gillet, 1998). En d'autres termes, le nombre d'espèces plafonne après un effort d'échantillonnage suffisant comme on peut le constater sur les trois graphiques présentés au point 4 de la Figure 44.

Cette méthode a été appliquée pour délimiter l'aire échantillon des 158 stations retenues et permettre la réalisation rigoureuse des inventaires floristiques.

- **Le relevé floristique**

Bilan des approches

Pour connaître la composition floristique de chacun des sites d'étude, il s'est avéré nécessaire de mettre en place un protocole d'observation. Plusieurs méthodes de relevés floristiques existent, de nature non surfacique par points ou linéaire, ou à l'inverse, de nature surfacique, par le biais de carrés fixes (Figure 45 - points 1, 2, 3), (Buttler et Gillet, *op. cit.*).

Choix de la méthode

Le choix de la méthode dépend des objectifs recherchés. Dans notre cas ils visent à :

- (1) Identifier de manière exhaustive les espèces végétales (hormis les champignons et les mousses) afin d'évaluer la nature et la diversité des ressources floristiques disponibles sur chacun des sites ;
- (2) Estimer le degré d'abondance-dominance de chacune des espèces afin d'avoir une connaissance plus fine des proportions dans lesquelles celles-ci sont représentées ;
- (3) Réaliser un suivi phénologique des espèces inventoriées de façon à connaître avec précision la dynamique et le rythme saisonnier des ressources floristiques disponibles ;
- (4) Étudier les conditions du milieu afin de comprendre dans quelles mesures celles-ci impactent la nature et la répartition spatiale de la végétation.

D'après Buttler et Gillet (1998), la méthode du carré permanent s'impose d'elle-même « *lorsque l'étude porte sur les rythmes saisonniers et la dynamique [de la végétation]* ». Celle-ci consiste comme l'indique la Figure 45 - point 3, à délimiter une surface fixe de forme plus ou moins carrée, sur la base du calcul de l'aire minimale (Figure 44). Par le biais de cette méthode, 158 relevés ont été réalisés, soit à minima un par station, sachant que 138 stations ont été identifiées (Figure 46 - point 1). Il s'est avéré parfois nécessaire de réaliser plusieurs relevés par station du fait d'une forte diversité de la végétation. La surface de l'aire minimale a été mesurée pour chacun des 158 relevés, celles référencées dans la littérature scientifique étant trop éloignées de la réalité de notre terrain d'étude.

Afin de permettre le suivi régulier des rythmes de floraison et de la dynamique de la végétation, chaque carré permanent a été localisé :

- à l'aide d'un point de relevé GPS quand cela s'avérait possible (la couverture arborée ne nous ayant pas toujours permis d'effectuer la prise de points),

- sur place, par le biais d'un ruban⁶¹ accroché à la végétation, permettant ainsi de matérialiser un des angles du carré (angle noté sur la fiche de terrain),
- sur des atlas de terrain à l'échelle 1 / 6 000^{ème}, réalisés à cette occasion à partir des orthophotographies et des données topographiques de l'IGN (Figure 46 - points 2 et 3).

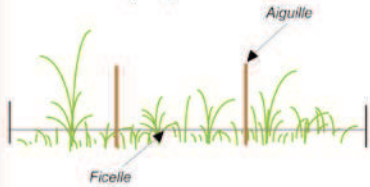

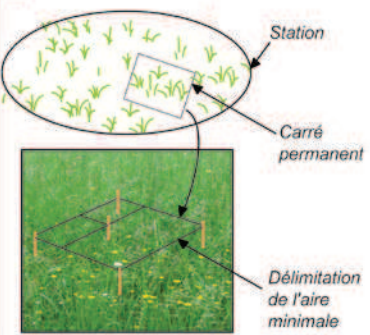
Relevés non surfaciques	
<p>1 Méthode par points</p> 	<p>La méthode du relevé de végétation par points correspond à une mesure fréquentielle dans laquelle les carrés d'étude sont réduits à des points. Le principe consiste à abaisser un grand nombre de fois sur le tapis végétal, une aiguille et de compter à chaque fois les espèces touchées au cours du trajet de l'aiguille jusqu'au sol. Pour chaque espèce, l'expression du nombre de touchés en pourcentage du nombre de piqués donne une mesure objective du recouvrement absolu de l'espèce (Buttler et Gillet, 1998).</p>
<p>2 Méthode linéaire</p> 	<p>La méthode linéaire consiste selon Daget et Poissonnet (1969) à relever les implants de chaque espèce selon un intervalle fixe, le long d'un axe matérialisé par une ficelle. La fréquence de chaque espèce observée fournit une mesure de son abondance.</p>
Relevés surfaciques	
<p>3 Méthode du carré permanent</p> 	<p>Sur la base du calcul de l'aire minimale, cette méthode consiste à délimiter une surface fixe de forme plus ou moins carrée, au sein de laquelle l'ensemble des espèces présentes est inventorié. L'installation d'un carré permanent devient nécessaire lorsque l'étude porte sur les rythmes saisonniers ou la dynamique de la végétation, autrement dit, lorsque des observations à intervalles réguliers sont prévues (Buttler et Gillet, 1998).</p>

Figure 45 : Principales méthodes existantes pour la réalisation des relevés de végétation

La nature des données collectées sont de deux ordres : d'une part, celles concernant directement le relevé de végétation, d'autre part, celles permettant de caractériser le contexte environnemental de la station et la dynamique anthropique associée, nommés plus simplement « paramètres stationnels ».

⁶¹ Les rubans ont été retirés une fois les suivis phénologiques terminés, en fin de campagne.

Le relevé de végétation et le suivi phénologique

Le relevé de végétation consiste à recueillir deux types de variables : qualitatives et semi-quantitatives (Annexe 7). Les variables qualitatives concernent avant tout : la constitution d'une liste exhaustive des espèces présentes dans l'aire-échantillon ; la notation de leur stade de développement respectif, au moment du premier relevé. La liste des espèces a été réalisée par strate de végétation. Toutes les espèces ont été inventoriées y compris celles ne présentant pas d'intérêt nectarifère et ou pollinifère. Cinq strates ont été identifiées essentiellement à partir de la classification des types biologiques⁶² établie par Raunkiaer (Buttler et Gillet, 1998):

- (Strate 1) Herbacée : strate comprise entre 0,5 et 1,50 m de hauteur, qui regroupe l'essentiel des espèces herbacées (hémicryptophytes, géophytes, thérophytes) de même que les petits arbrisseaux (chaméphytes) et les jeunes arbres en croissance ;
- (Strate 2) Arbustive : strate inférieure de ligneux d'une taille comprise entre 1,50 et 5 m (buissons et jeunes arbres en croissance) ;
- (Strate 3) Arborescente : strate supérieure constituée de phanérophytes de grande taille comprenant les arbustes de plus de 5 m ;
- (Strate 4) Arborée : strate supérieure constituée de phanérophytes de grande taille comprenant les arbres ;
- (Strate 5) Lianescente : bien que d'après la classification des types biologiques établie par Raunkiaer la strate lianescente soit considérée comme une variante des phanérophytes en raison de la position des bourgeons, nous avons préféré l'appréhender séparément, au vu de l'intérêt nectarifère et pollinifère qu'elle semble présenter pour nombre de pollinisateurs dont l'abeille domestique.

⁶² La classification de Raunkiaer propose d'organiser les végétaux selon le positionnement des organes de survie de la plante durant la période défavorable.

Cinq flores (Saule, 2002 ; Rameau *et al.*, 2009 ; Schauer *et al.*, 2009 ; Johnson *et al.*, 2009 ; Fitter *et al.*, 2009) et une clé de détermination (Segonds, [coord.], 2008) ont été mobilisées pour l'identification des espèces.

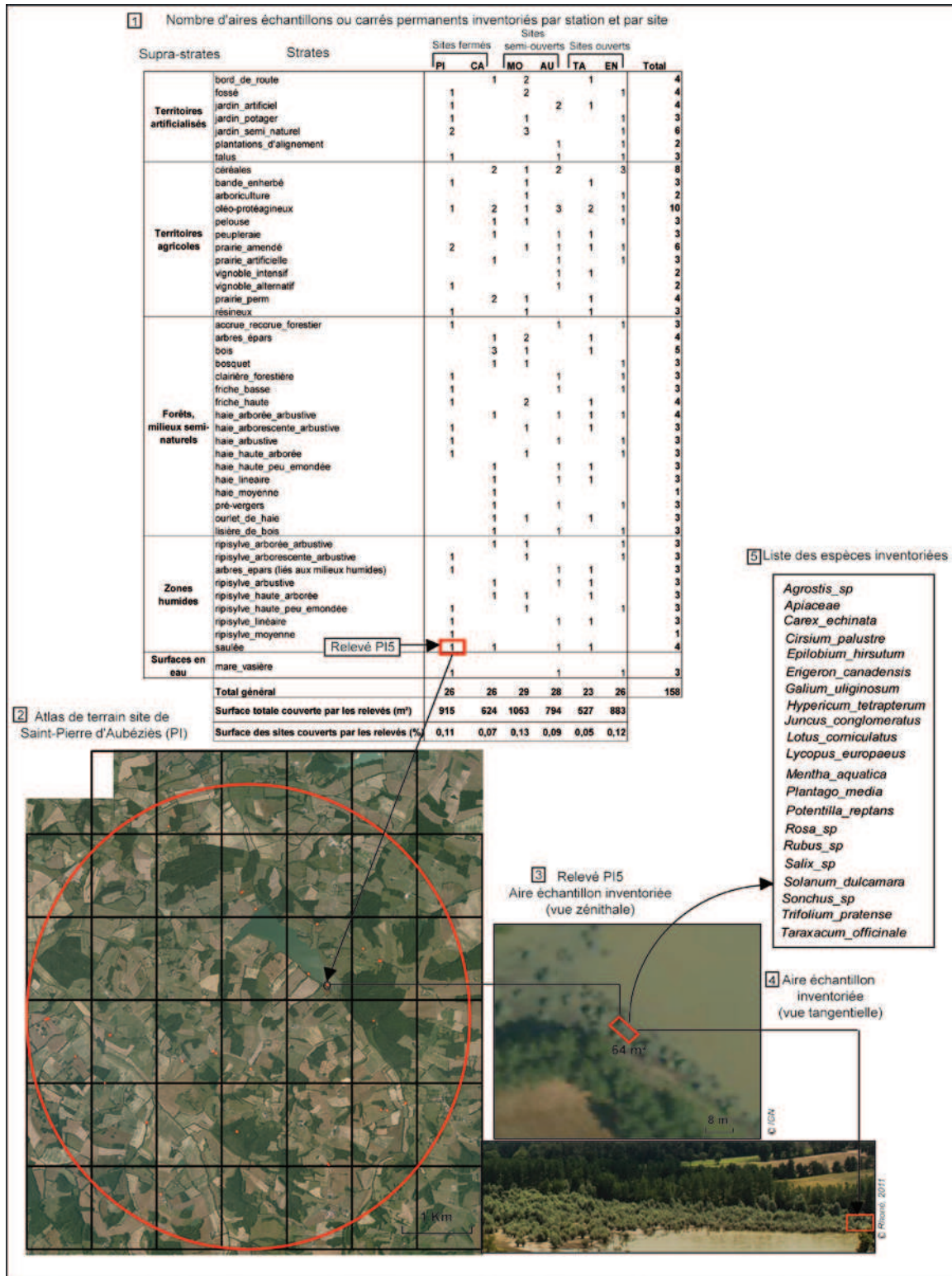


Figure 46 : Bilan des carrés permanents inventoriés par site et méthode de localisation

Le second type de variable qualitative relevé concerne le stade de développement des différentes espèces. Celui-ci a été noté lors du premier passage effectué sur chacune des placettes. Huit stades ont été identifiés (Buttler et Gillet, 1998):

bg : bourgeons ; fe : feuillaison ; bt : bouton ; fl : floraison ; dfl : défloraison ; fr1 : fructification 1 ; fr2 : fructification 2 ; sec : sec.

Par la suite, un suivi de l'évolution des floraisons des espèces inventoriées par placette a été réalisé tous les 15 jours entre le 1^{er} mars et le 31 octobre 2012. Les stades de développement successifs ont été notés, sur la base de ceux présentés ci-dessus. Ce suivi phénologique nous a permis de connaître avec précision la dynamique spatio-temporelle des ressources nectarifères et pollinifères disponibles tout au long de la saison, pour chacun des sites d'étude et ce, en fonction du cycle de développement des colonies d'abeilles domestiques. Lors de l'analyse des données, seuls trois stades de développement ont été conservés, correspondant uniquement à la période de floraison : bt, fl et dfl.

Les variables semi-quantitatives concernent : le taux de recouvrement de chacune des cinq strates de végétation ; le niveau d'abondance dominance par espèce. Le taux de recouvrement exprimé en pourcentage correspond à l'occupation des organes aériens de chaque strate de végétation, en projection verticale sur le sol, en proportion de la surface du relevé (Buttler et Gillet, *op.cit.*). Celui-ci permet de caractériser avec plus de précisions la structure physionomique de la station et sa composition par strate (Figure 47).

L'étude du degré d'abondance-dominance par le biais du coefficient de Braun-Blanquet (1964) permet quant à lui d'estimer le nombre d'individus ou la densité et la surface de recouvrement des espèces (Figure 48). Ce coefficient exprimé en pourcentage reflète le rapport entre la surface occupée par le taxon et la surface totale de la placette échantillonnée (Grandjouan, 1996). Il comporte sept modalités (Gillet *et al.*, 1991), (Figure 48). Dans le cadre de cette recherche, seule la première correspondant aux éléments rares ou « r » n'a pas été retenue.

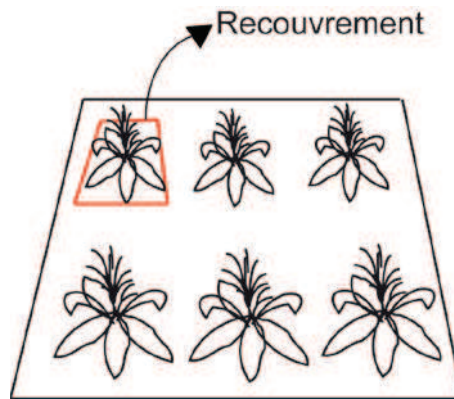


Figure 47 : Méthode d'estimation du recouvrement par strate de végétation (inspiré de Buttler et Gillet, *op. cit.*)

Afin de simplifier l'approche statistique, les coefficients d'abondance-dominance de chacune des classes ont été transformés en valeurs quantitatives, correspondant au recouvrement moyen (R %). Plusieurs auteurs ont proposé une correspondance avec ces coefficients, par le biais de différentes méthodes (Gounot, 1969 ; Baudière et Serve, 1975 ; De Foucault, 1980 ; Dufrêne, 1998 et 2003 et Gillet, 2000). Seules les valeurs proposées par Gillet (*op.cit.*) ont été retenues (Figure 48).

Classes d'abondance - dominance	Coefficient d'abondance-dominance de Braun-Blanquet (1964) en %	Définitions	Recouvrement moyen Gillet (2000) en %
5	75-100	Recouvrement compris entre 75 et 100%, abondance quelconque	90
4	50-75	Recouvrement compris entre 50 et 75%, abondance quelconque	57
3	25-50	Recouvrement compris entre 25 et 50%, abondance quelconque	32
2	5-25	Éléments très abondants, recouvrement entre 5 et 25%	14
1	1-5	Éléments assez abondants, recouvrement inférieur à 5%	3
+	<1	Éléments peu ou très peu abondants, recouvrement inférieur à 1%	0,3
r		Éléments rares	0,03

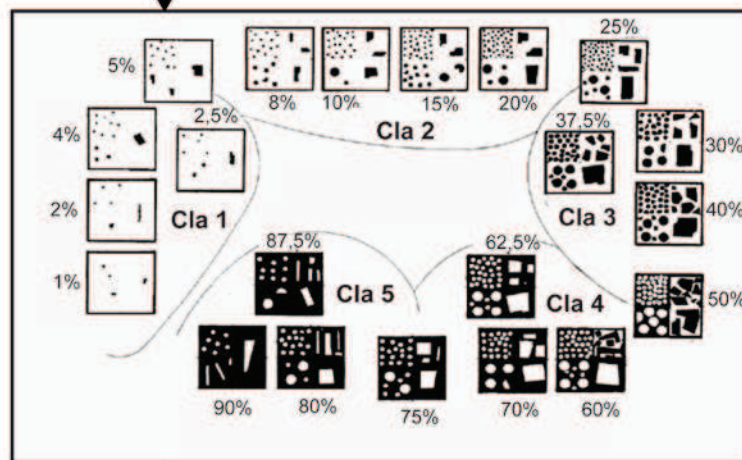


Figure 48 : Coefficient d'abondance-dominance de Braun-Blanquet et valeurs de recouvrement moyen (Gehler, 1977 in Buttler et Gillet, 1998)

Relevés stationnels

Selon Buttler et Gillet (1998), différents facteurs d'origines endogènes et exogènes influencent de façon déterminante la persistance et le développement des espèces végétales. Les facteurs endogènes renvoient aux interactions biotiques internes entre les différents individus d'une, voire de plusieurs espèces (concurrence entre plantes, allélopathie, dépendance positive etc.). Les facteurs « exogènes » sont liés quant à eux aux facteurs du milieu ne résultant pas de l'action de la végétation. Ils se répartissent entre facteurs primaires (chaleur, lumière, eau, agents chimiques et mécaniques) et secondaires (climat, relief, sol et facteurs biotiques externes). Dans le cadre de cette étude, les paramètres stationnels collectés concernent des informations d'ordre général et certains

facteurs d'influence de la végétation, d'origine exogène. Les facteurs d'origine endogène n'ont pas été pris en compte car ils n'apportent pas d'informations pertinentes pour répondre à la problématique posée.

Les informations générales visibles dans l'Annexe 8 concernent:

- L'identification du relevé : nom de l'observateur, date du relevé, code du site, numéro du relevé, nom de la strate associée au relevé, code typologique de la strate. Pour des questions d'organisation, ces informations ont également été renseignées sur les fiches de relevés de végétation correspondantes ;
- La situation géographique : département, commune, lieu-dit, les coordonnées spatiales, détails spécifiques liés au marquage du carré permanent.

Les facteurs exogènes renvoient :

- Aux caractéristiques topographiques : altitude (m), exposition et pente (°), directement extraites du MNT à partir des points GPS enregistrés sur le terrain ;
- Aux paramètres écologiques : caractéristiques géologiques (variable constituée de quatre modalités : molasse-argileuse, marne-molasse acide / marne-argileuse, marne-molasse-acide, et marne-argilo-calcaire / molasse-argileuse), potentiel Hydrogène ou pH (variable constituée de trois modalités : acide, basique, neutre), caractéristiques hydriques (variable constituée de quatre modalités : très humides, humides, frais, sec), étage de végétation, et autres observations ;
- À la dynamique ou perturbation anthropique, soit aux différents types d'interventions humaines constatés lors des relevés (fauche, pâturage, broyage etc.).

- **Constitution des bases de données liées à la végétation**

À l'issue de ce travail de collecte, deux types de bases de données ont finalement été constituées : l'une sur la végétation observée à l'échelle de la station et les

paramètres stationnels associés (Figure 49 - point 2), l'autre sur le suivi phénologique des espèces identifiées lors de l'inventaire, (Figure 49 - point 3). Le stade de développement des espèces a été noté sur un pas de temps de 15 jours comme cela a déjà été explicité. Toutefois, seuls trois stades présentant un intérêt en terme d'apports en ressources nectarifères et pollinifères ont été conservés : bt (bouton) codé 1 dans le tableau, fl (floraison) codé 2 et dfl (défloraison) codé 3. Ces stades correspondent respectivement au début, à la pleine période de floraison et à la fin de celle-ci. Pour les espèces fleurissant entre le 1^{er} novembre et le 28 février, la phase de terrain ne couvrant pas cette période les informations ont été extraites de la bibliographie. D'autres données renseignant sur les caractéristiques écologiques (optimales) physiologiques et physionomiques (au stade adulte) des espèces floristiques inventoriées, ont également été acquises par le biais de recherches bibliographiques⁶³. Elles concernent : le type biologique (issu de la classification de Raunkiaer), le type d'inflorescence, le mode de pollinisation, la couleur des fleurs, l'humidité édaphique, la lumière et le pH, le cycle de vie et l'intérêt nectarifère et pollinifère de chacune des espèces. L'essentiel de ces informations ont été extraites des cinq flores mobilisées lors de l'inventaire botanique (Saule, 2002 ; Rameau *et al.*, 2009 ; Schauer *et al.*, 2009 ; Johnson *et al.*, 2009 ; Fitter *et al.*, 2009). La couleur, l'humidité, la lumière et le pH proviennent de l'index botanique, écologique et chorologique de la Flore de France ou Baseflor constitué par Julve (1998), dont le détail des modalités est visible dans l'Annexe 9. Les informations concernant le caractère nectarifère et ou pollinifère des espèces ont été extraites de plusieurs sources bibliographiques (Briane, 1993 ; Odoux *et al.*, 2005 ; Rameau *et al.*, 2009 ; Crane *et al.*, 1984 ; Guerriat, 2000 ; Janssens *et al.*, 2006 ; Koltowski, 2006 ; Bonnier, 1986 ; Popovici, 2007 ; Silberfeld *et al.*, 2013). Enfin, les résultats issus des analyses méllisso-palynologiques et palynologiques ont également permis de compléter et corriger ces informations. Par la suite, ces deux bases de données ont été traitées statistiquement, tel que nous le verrons ultérieurement.

⁶³ Il ne nous a pas semblé nécessaire de présenter ces informations en tant que données exogènes, celles-ci découlant du travail de terrain effectué préalablement.

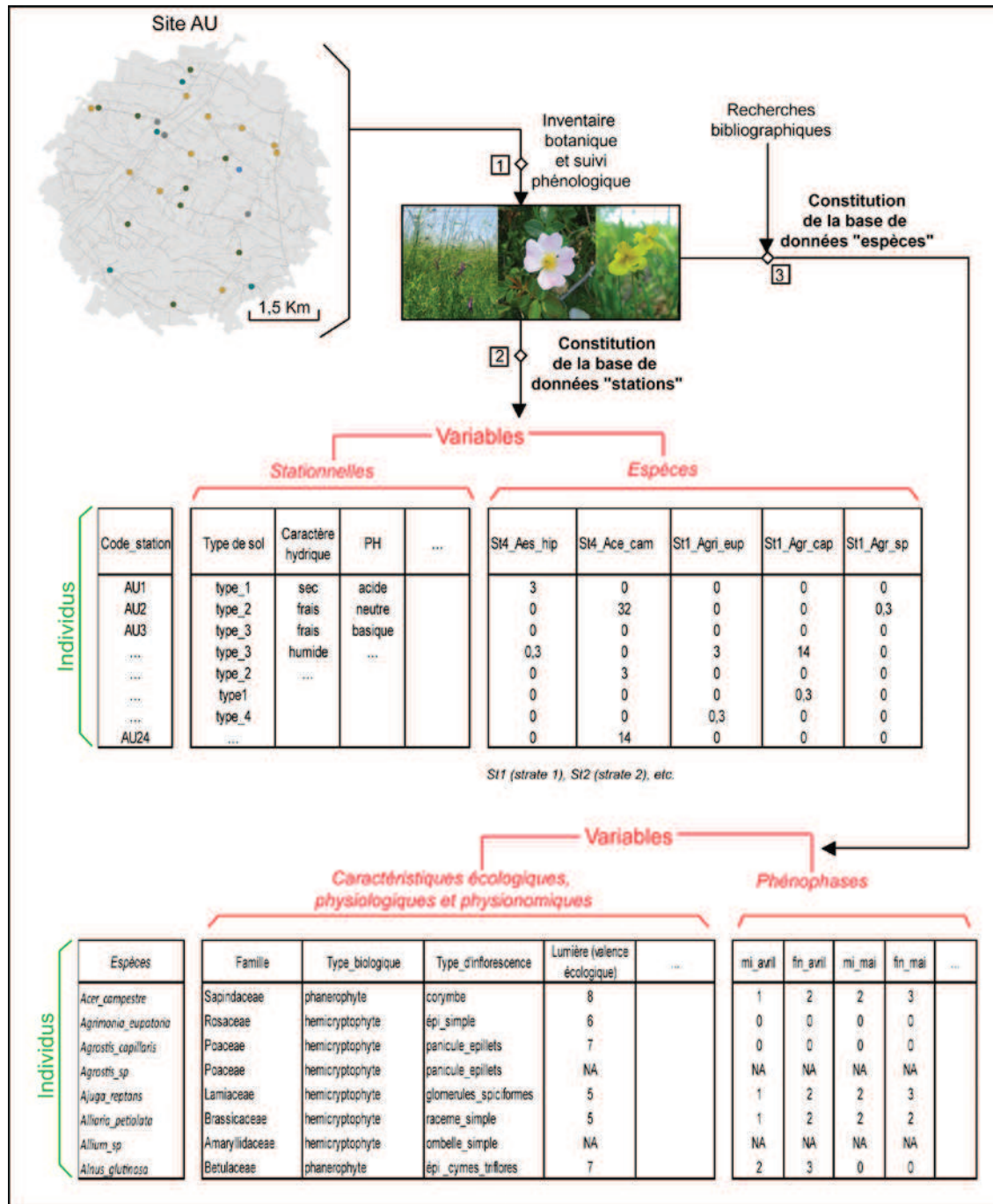


Figure 49 : Constitution des bases de données issues des relevés de végétation

Au-delà de l'acquisition de connaissances détaillées quant à la composition et à la dynamique spatio-temporelle des ressources floristiques, ces bases de données nous ont permis d'estimer le potentiel de ressources nectarifères (et non pollinifères) disponible tout au long de la saison, en fonction des différentes structures et composantes paysagères étudiées.

- **Évaluation du Potentiel de Production de Miel (PPM) à l'échelle paysagère**

L'étude du potentiel de ressources nectarifères consiste sur la base des travaux de Briane (1993), de Béguin (1994), Béguin et Hegg (2001) ou encore plus récemment de Janssens *et al.* (2006), à appréhender la « qualité environnementale » des structures paysagères étudiées, à travers l'indicateur de Potentiel de Production de Miel ou PPM, exprimé en kg / ha. Toutefois, à l'inverse de ce qui a été proposé par Janssens *et al.* (*op. cit.*), cet indicateur ne vise pas à estimer le niveau de récolte de miel d'un rucher (perspective économique) mais plutôt à étudier l'offre alimentaire (nectarifère) disponible au sein de différentes structures et composantes paysagères (haies, bosquets, prairies etc.).

L'étude du PPM s'inscrit dans la continuité de notre démarche qui vise à fournir des éléments de connaissances quant à la contribution des ligneux dans l'apport (offre) de ressources alimentaires pour les colonies. Le calcul du PPM se base sur une équation issue des travaux de Janssens *et al.* (*op. cit.*), et sur la mobilisation de trois bases de données constituées à partir du travail d'inventaire botanique, et des recherches bibliographiques (Figure 50 - points 1a et 1b) :

$$PPM_i = \left[1 - \left(\frac{D}{10000} \right) \right] \cdot S \cdot \sum_i (R_i \cdot pm_i)$$

- **PPM_i** : Potentiel de Production de Miel total par poste d'occupation du sol et par phénophase (en kg).
- **i** : espèce produisant du nectar sur le secteur considéré.
- **D** : distance entre le centre de gravité d'un élément paysager ou poste d'occupation du sol et le rucher correspondant (en m).
- **S** : surface recouverte par chacun des postes d'occupation du sol (en ha).
- **R_i** : taux de recouvrement ou indice d'abondance / dominance de l'espèce **i** (en %).

- pm_i : potentiel de production de miel de l'espèce i (en kg / ha)

Le PPMi exprimé en kg se base sur la somme des potentiels de production de miel ou pm_i , de toutes les espèces appartenant au même poste d'occupation du sol. Seul le pm_i des espèces ayant un intérêt nectarifère et dont les informations étaient disponibles dans la littérature, a été retenu. Plusieurs sources bibliographiques découlant de travaux menés pour l'essentiel en Europe de l'est (Pologne, Roumanie), en Belgique et aux États-Unis, ont été mobilisées (Crane *et al.*, 1984 ; Guerriat, 2000 ; Janssens *et al.*, 2006 ; Koltowski, 2006 ; Popovici, 2007). Les valeurs indiquées y sont exprimées en kg / ha et correspondent à toute la durée de floraison de l'espèce. Or, selon Jablonski et Koltowski (2002), il est possible d'obtenir un pm_i journalier permettant d'approcher d'avantage la réalité du terrain d'étude, en l'occurrence, le contexte floristique gersoisi. La méthode proposée consiste à diviser le pm_i total par 75 % du nombre de jours de floraison de l'espèce indiqué dans la littérature (Figure 50 - point 1b). Le pm_i journalier est ensuite multiplié par le nombre de jours de floraison observé sur le terrain, avant d'être pondéré par le taux de recouvrement de chaque espèce R_i , (Figure 50 - points 2 a,b et 3 a, b, c). La somme des ($pm_i * R_i$) permet d'obtenir un potentiel exprimé en kg / ha, à l'échelle d'un secteur. Le secteur étant ici synonyme de « poste d'occupation du sol ». Seuls les postes comportant un couvert végétal ont été considérés. L'obtention d'un PPMi final nécessite de multiplier le potentiel de chaque secteur par sa surface de floraison équivalente à sa surface au sol S , puis de pondérer ce résultat par le degré d'attractivité propre à chacun de ces mêmes secteurs (Figure 50 - points 1c, 2c1 et 3a, b, c).

Selon Menzel et Mercier (1987), le taux de recrutement de butineuses pour une zone ressource diminue linéairement à mesure que la distance entre cette source et la ruche augmente. Par conséquent, et comme le supposent Janssens *et al.* (2006), l'attractivité d'un secteur diminue dès lors que la distance D entre la zone ressource et la ruche augmente, jusqu'à s'annuler pour un espacement maximal de 10 000 m (Bartoldi *et al.*, 1993). Partant de cette hypothèse, D correspond ici à la distance entre le centroïde de chaque poste d'occupation du sol et le rucher, (Figure 50 - point 1c).

La mesure de la surface de floraison a été quant à elle adaptée à la morphologie des différents postes d'occupation du sol ou secteurs. La surface de ceux comportant des éléments arborés, arbustifs et ou arborescents, a été obtenue en multipliant le périmètre du secteur par sa hauteur, relevée sur le terrain (Bartoldi *et al.*, 1993). Les secteurs présentant plusieurs strates de végétation (friches hautes, haies, ripisylves, bois, bosquets) ont été différenciés de ceux ne comportant qu'une strate arborée (vergers industriels). Pour les seconds, la hauteur a été divisée par deux de manière à approcher au mieux la surface de floraison des seuls houppiers et cimes. Concernant les secteurs présentant une strate arborée ou arborescente sans intérêt nectarifère particulier (peupleraies, plantations d'alignement), seule la surface au sol de ces derniers a été considérée (Bartoldi *et al.*, 1993). Les haies / ripisylves sont constituées quant à elles d'un ourlet herbacé ; les bois, bosquets et forêts, d'une lisière. Le PPMi des haies / ripisylves et ourlets a donc d'abord été calculé de manière séparée, avant d'être sommé. La surface des ourlets a été obtenue en multipliant le périmètre des haies / ripisylves par la largeur de chaque ourlet relevée sur le terrain⁶⁴. Cette procédure a été conduite à l'identique pour les bois, les forêts et les bosquets. Concernant les lisières, leur potentiel a été calculé sur le même principe que celui appliqué aux haies puis a été sommé au PPMi lié à l'intérieur des bois.

⁶⁴ Une largeur moyenne d'ourlet a été calculée à partir de relevés de terrain effectués sur 10 ourlets différents.

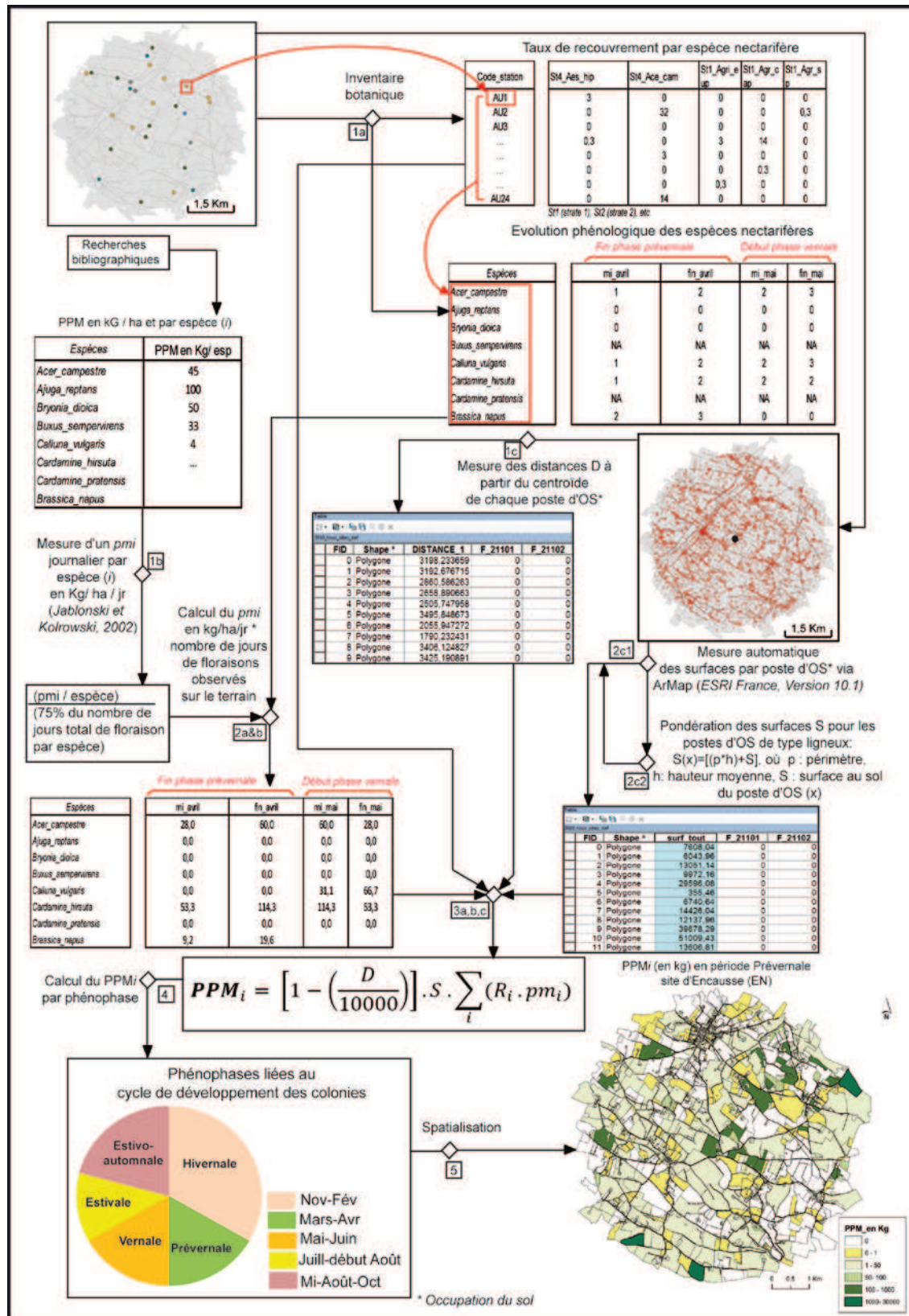


Figure 50 : Méthode de calcul du PPMi

Les surfaces et les distances des différents secteurs ont été mesurées automatiquement. Le PPMi a été calculé pour quatre des cinq phases du cycle de

développement biologique de l'abeille domestique : Prévernale (début mars à fin avril), Vernale (début mai à fin juin), Estivale (début juillet - début août) et Estivo-Automnale (mi-août à fin octobre), (Guerriat 2000), (Figure 50 - point 4). La phase Hivernale (début novembre à fin février) étant liée à une période de faible activité de la ruche nous avons estimé qu'il n'était pas nécessaire de l'intégrer. Enfin, les stratégies de butinage de l'abeille domestique étant basées sur la notion d'efficacité énergétique développée au chapitre 1 (coût énergétique généré pour l'acquisition d'une ressource), (Seeley 1995), la prise en compte dans l'estimation du PPM_i , des paramètres tels que la distance, la durée de floraison, la surface de floraison, l'abondance-dominance des espèces etc., s'est avérée nécessaire.

Étudier les répercussions de l'organisation spatio-temporelle de la composante ligneuse de différentes structures paysagères et le potentiel des ressources floristiques disponible sur la dynamique des colonies implique une analyse de l'évolution de leurs traits d'histoire de vie.

2.3.2. Suivi des Traits d'Histoire de Vie des colonies

Le cycle de vie des organismes résulte « *d'un ensemble de traits [contribuant] à leur survie et leur reproduction, soit à la valeur sélective ou fitness darwinienne* » (Barbault, 2008b). L'ensemble de ces traits est le reflet de « *stratégies* » qui traduisent l'adaptation des populations à leur environnement. Ils apparaissent comme la résultante de compromis face à la présence de contraintes internes et externes à la colonie (Barbault, 2008b). Dans le cadre de cette recherche, ces traits ont été appréhendés sous deux aspects :

- les stratégies de reproduction ;
- les stratégies d'acquisition des ressources.

L'objectif sous-jacent étant de voir si les profils biodémographiques observés varient de manière significative en fonction du gradient de présence de ligneux disponible au sein de différentes structures paysagères agricoles.

2.3.2.1. Dispositif de suivi des colonies

L'observation des THV a nécessité la mobilisation de 17 + 1 jeunes essaims et de 25 colonies hybrides de type *buckfast*, du genre *Apis mellifera* L. toutes hivernées en 2009. Elles ont été fournies par trois apiculteurs professionnels travaillant en zone de grandes cultures.

Colonies et essaims ont été répartis par groupe de sept et placés dans des ruches (10 cadres) et ruchettes (5 cadres) Dadant, au centre de chacun des six sites d'étude, pour une durée de deux ans de fin avril 2010 à fin octobre 2011 (Figure 51). Chaque ruche et ruchette a été identifiée par un code composé de l'année de mise en place de la colonie, des deux premières lettres du site, des initiales du fournisseur et d'un numéro (Figure 52 - point 3). L'ensemble du matériel a été préalablement pesé (poids sec) afin de pouvoir déduire ultérieurement le poids des réserves de miel situées dans le corps de ruche.

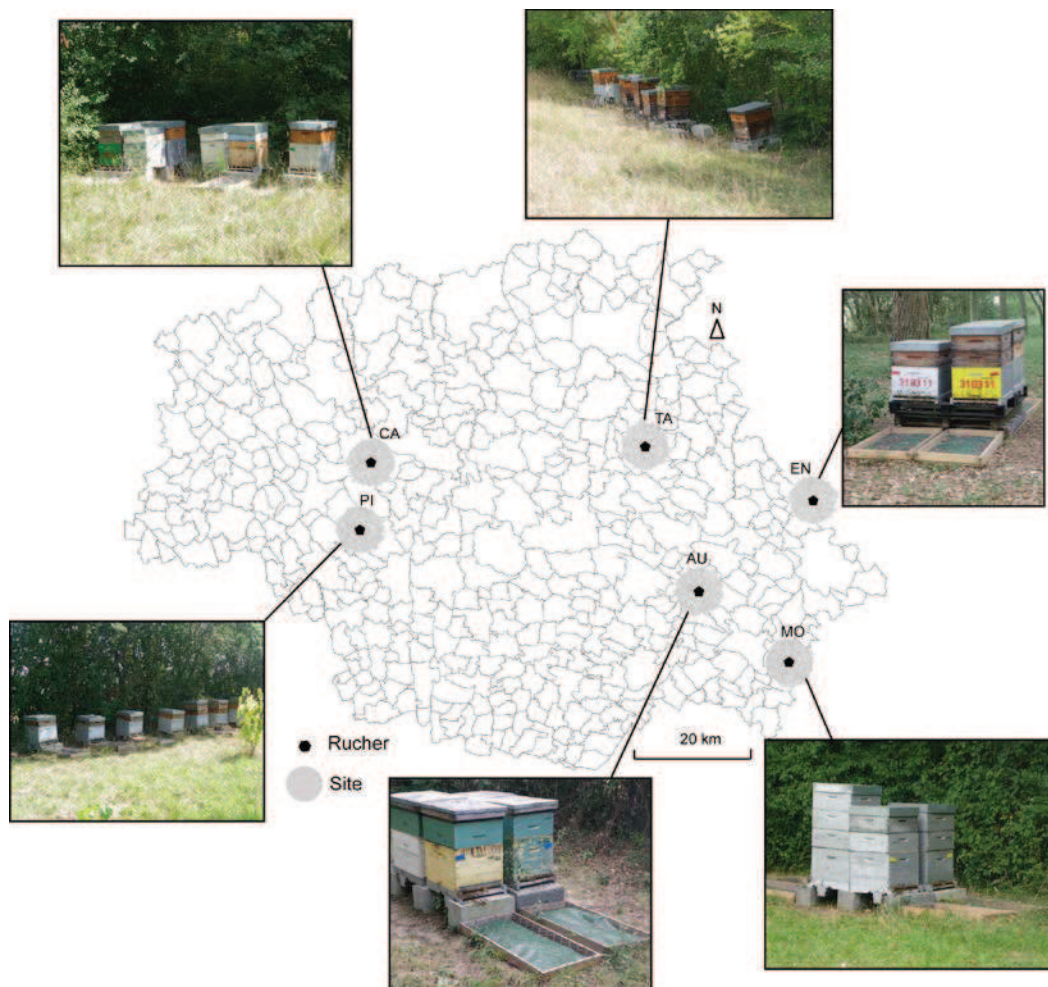


Figure 51 : Localisation des ruchers expérimentaux

Les colonies ont été réparties de façon équitable entre les sites, en prenant compte de leur origine, afin de ne pas introduire de biais dans les résultats. De plus l'ensemble du cheptel a été homogénéisé en septembre 2010 suite à l'introduction de reines sœurs dans chaque colonie. Pour faciliter les observations et permettre un meilleur suivi, toutes les reines ont été marquées de la couleur de l'année correspondant à leur âge y compris celles issues de remérages. Les colonies mortes en sortie d'hivernage ont été remplacées par de nouvelles comportant des reines sœurs de la même lignée que celles introduites en fin d'été 2010 afin de préserver encore une fois l'homogénéité du cheptel. Enfin, pour saisir au maximum l'effet du paysage, nous avons choisi de faire hiverner chacune d'elles sur place et de travailler sur des ruchers fixes.

Nous avons réalisé nous-même l'essentiel du suivi des colonies durant et en dehors des périodes d'observation situées entre septembre 2010 et fin mars 2011, selon la même méthode que celle appliquée par les professionnels apicoles : traitement anti-varroa au thymol, nourrissage au sirop⁶⁵ en saison si nécessaire, administration de « candi » en période hivernale etc. Les visites des colonies en entrée et en sortie d'hivernage ont été effectuées en partenariat avec l'ADAM. Durant les deux années d'observation, les apiculteurs associés à l'étude ont été régulièrement sollicités pour la gestion des ruches infectées, le prêt de matériels, l'extraction des récoltes de miel, ainsi que pour leur expertise de terrain.

Au cours de la première année, la majorité des relevés ont été réalisés de façon autonome. Lors de la seconde année les partenariats développés avec l'ADAM et AP32 ont permis d'apporter une aide importante en termes de moyens humains.

2.3.2.2. Observation des stratégies de reproduction

L'observation de la dynamique démographique ou stratégies de reproduction des colonies a nécessité la collecte de nombreuses informations de nature qualitative, quantitative et semi-quantitative. Ces informations concernent :

- la population ;

⁶⁵ Les colonies manquant de ressources alimentaires ont été nourries au sirop, la quantité et la date du nourrissage ont été intégrées à la base de données.

- les réserves alimentaires ;
- l'état sanitaire.

Hormis la pesée des pelotes de pollens récoltées à la trappe, l'ensemble des données ont été collectées tous les 15 jours sur chacune des colonies entre le 27 avril et le 30 septembre 2010 puis entre le 7 avril et le 31 octobre 2011. 21 jours étant nécessaires aux ouvrières pour passer du stade d'œuf à celui de jeune adulte, le choix d'une fréquence d'observation sur un pas de temps de 15 jours nous a permis de prendre en compte l'ensemble des individus quel que soit leur stade de développement. Concernant les pelotes de pollen, celles-ci ont été récoltées à la trappe puis pesées toutes les semaines entre le 7 avril et le 31 octobre 2011, afin que l'observation des ressources pollinifères mobilisées tout au long de la saison soit la plus précise possible.

• La population

Deux variables quantitatives, et deux variables semi-quantitatives, ont permis d'observer l'évolution de la population tout au long de la saison. Les variables quantitatives concernent les surfaces de couvain ouvrières, significatives de l'effort alloué par la colonie à la production d'une nouvelle population adulte et les surfaces de couvain de mâles, renseignant sur les efforts alloués à la reproduction sexuelle (Figure 52 - point 6), (Odoux *et al.*, 2014 ; Jean-Prost *et al.*, 2005). Ces surfaces de forme à peu près elliptique ont été mesurées sur les deux faces de chacun des dix cadres que comporte une ruche Dadant. La longueur L et la largeur l ont été prélevées à l'aide d'un décimètre permettant de calculer la surface S de l'ellipse par le biais de la formule suivante : $S \text{ (cm}^2\text{)} = 1 / 4 (L \times l \times \pi)$ (Fresnaye, 1961 ; Vallon *et al.*, 2008 ; Odoux *et al.*, *op. cit.*). Par la suite, les surfaces ont été converties en nombre de cellules C par cadre avec $C = (c_{\max} \times S) / S_{\max}$ où c_{\max} correspond au nombre maximal de cellules par cadre (soit 8 000) et S_{\max} , à la surface maximale d'un cadre (2 000 cm²).

Les variables semi-quantitatives concernent quant à elles l'estimation de la taille de la population adulte et la nature du couvain. La première rend compte de la force de la population que comporte la colonie (Figure 52 - point 9) ; la seconde, permet de fournir des informations complémentaires quant à la dynamique de

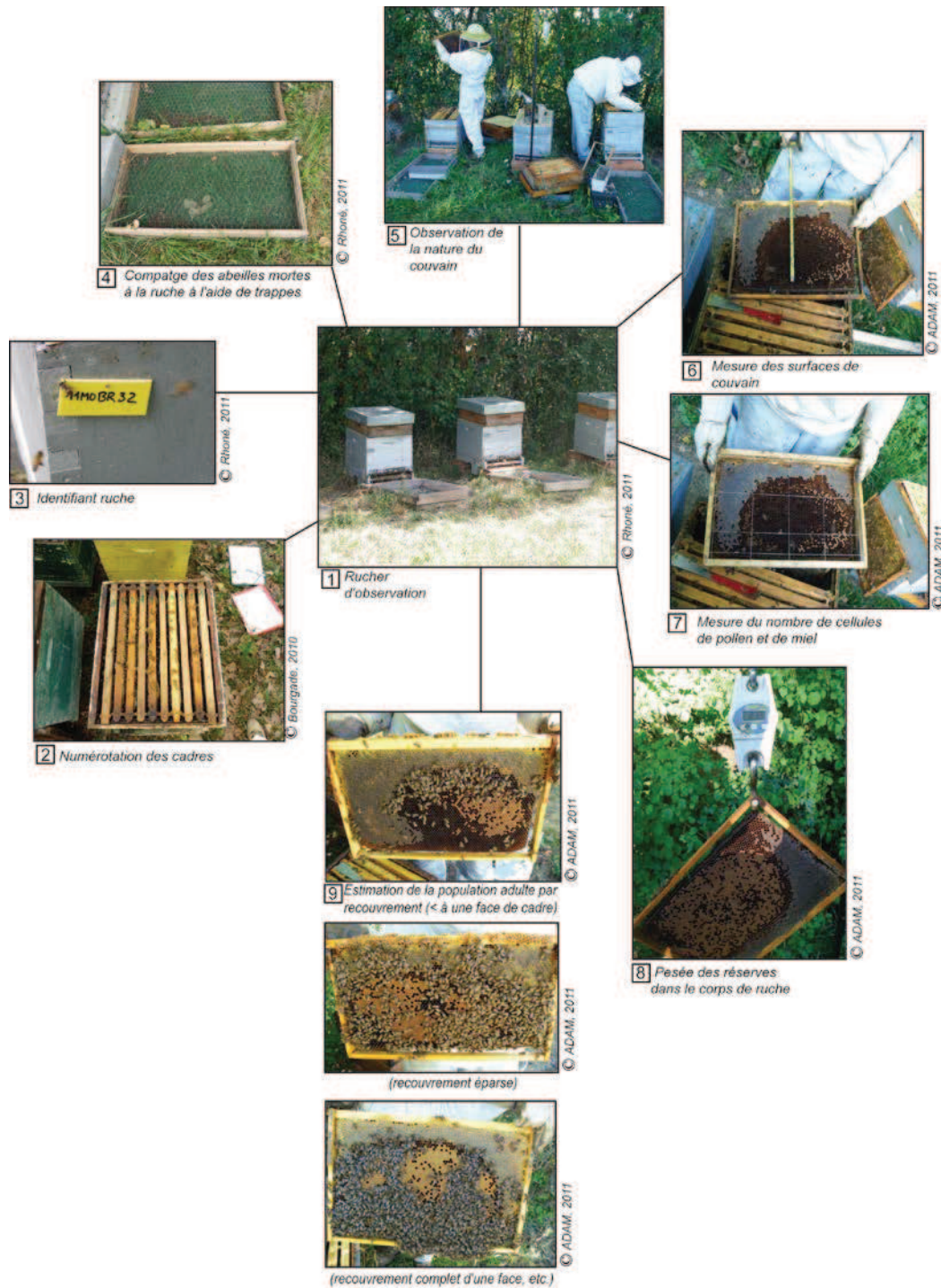
renouvellement de la population adulte tout au long de la saison (Figure 52 - point 5).

La taille de la population adulte a été estimée visuellement suite à l'observation de la densité d'individus présente sur chaque face de cadre (Figure 52 - point 9). Les colonies ont été classées selon six modalités ou classes (Tableau 7).

Classes	Force de la colonie	Spécificité de chacune des classes	Nombre d'individus par cadre	Nombre d'individus par ruche
1	colonie très faible	<i>En moyenne moins d'une face recouverte d'abeilles adultes par cadre</i>	< 700	< 7000
2	colonie faible	<i>En moyenne au moins une face parsemée d'abeilles adultes par cadre</i>	700	7000
3	population moyenne	<i>En moyenne au moins deux faces recouvertes d'abeilles adultes de manière éparse, par cadre</i>	1400	14000
4	population moyenne +	<i>En moyenne au moins une face recouverte d'abeilles adultes de manière éparse, l'autre face recouverte complètement, par cadre</i>	2100	21000
5	population forte	<i>En moyenne au moins deux faces recouvertes complètement d'abeilles adultes et de légers rassemblements d'abeilles en bas du cadre, par cadre</i>	2800	28000
6	population très forte	<i>En moyenne deux couches d'abeilles superposées par face et par cadre</i>	> 5600	> 56000

Tableau 7 : Classes d'estimation de la taille de la population adulte d'une colonie

Le nombre d'individus estimé par cadre et par ruche est basé sur les travaux effectués par le Centre Suisse de Recherches Apicoles de Liebefel (Imdorf et Gerig, 1999). Cette variable n'a pu être prise en compte qu'en 2011 suite à la restructuration du protocole après retour d'expérience de la première année de terrain. Enfin, la caractérisation de la nature du couvain consistait pour chacune des faces de cadre à noter la présence ou l'absence (1 / 0) des stades de développement larvaires que sont : les œufs, les larves et la nymphe ou couvain operculé (Annexe 10 ; Figure 52 - point 5).



• Les réserves alimentaires : approche quantitative

Dans un premier temps, les réserves alimentaires ont été appréhendées d'un point de vue quantitatif, à travers quatre aspects.

- dans la hausse : le poids des réserves de miel ;

- dans le corps de ruche : le poids des réserves de pollen et de miel, le nombre de cellules de miel, le nombre de cellules de pollen ;
- dans la trappe située à l'entrée de la ruche : le poids des pelotes de pollen fraîches.

Pour connaître le poids des réserves de miel stockées dans les hausses, chacune d'elles a été préalablement codée (afin de faciliter l'identification du matériel) puis pesée (à l'aide d'un crochet de pesage visible sur la Figure 52 - point 8) avant et après extraction du miel chez les différents apiculteurs référents, en 2010 et en 2011. Les pesées ont été effectuées après chaque récolte soit deux fois par an en moyenne.

Dans le corps de ruche, le poids confondu des réserves de pollen et de miel a été obtenu par pesée individuelle des cadres (Figure 52 - point 8). Le poids des cadres vides (structure en bois et cire bâtie) et du couvain ont été soustraits au poids total initial. Le poids des cadres vides est issu de la moyenne des poids de 40 cadres pesés individuellement, celui lié au couvain est dérivé de la mesure de la surface de recouvrement de ce dernier, observée pour chacun des cadres. La formule suivante a été mobilisée : $m \text{ (kg)} = m_{\text{max}} \times S / S_{\text{max}}$ ou S_{max} est la surface maximale d'un cadre (2 000 cm²) et m_{max} le poids total obtenu pour un cadre dont la surface serait entièrement recouverte de couvain, soit 0,6248 kg (Odoux *et al.*, 2014). Ce poids a été calculé sur 12 cadres ne comportant que du couvain, issus de notre propre jeu de données. Le poids moyen d'un cadre vide soustrait à chacun d'eux a permis d'obtenir un poids moyen de couvain en fonction d'une surface donnée. Soit 0,5353 kg pour une surface moyenne de 1 713,33 cm² de couvain. Rapporté à la surface maximale d'un cadre (2 000 cm²) cela nous a permis d'obtenir un poids moyen de couvain par cadre, de 0,6248 kg. Ces mesures ont été effectuées en 2010 et en 2011. Bien que seuls 12 cadres aient pu être mobilisés pour estimer ce poids, le résultat obtenu semble corroborer avec celui prédit par Odoux *et al.* (2014) par le biais d'une régression linéaire mobilisant plus de 6 000 valeurs de surface de couvain.

Pour permettre un meilleur suivi de l'évolution des réserves alimentaires stockées dans le corps de ruche tout au long de la période d'observation, le nombre de cellules de miel et de pollen (3 et 4) a été estimé à l'aide d'un cadre

de ruche divisé en 10 unités U de 1 dm², chacune composée de 400 cellules. Positionné successivement sur chacune des faces de cadre, celui-ci a permis de comptabiliser le nombre de dm² recouvrant les réserves de miel puis de pollen (Figure 52 - point 7). Par la suite, les nombres de cellules de miel *CM* et de pollen *CP* ont été obtenus à l'aide des formules suivantes : $CM = U \cdot 400$ et $CP = U \cdot 400$. Ces deux variables n'ont été observées que pour l'année 2011 après réajustement du protocole initial. En 2010, seul le nombre de faces de cadre comportant du miel et ou du pollen a pu être pris en considération ; noté en présence / absence (1 / 0).

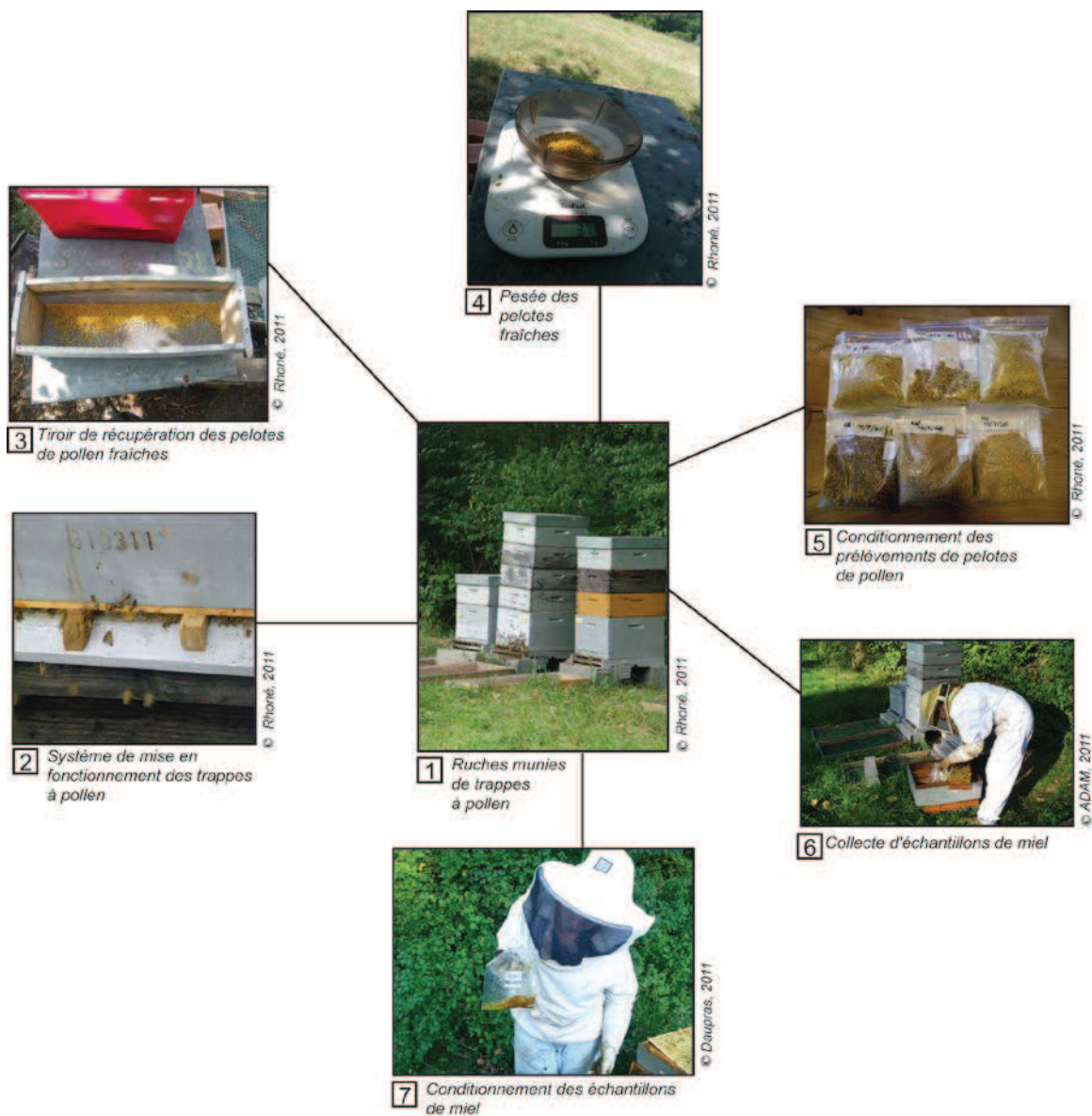


Figure 53 : Méthode de prélèvement des pelotes de pollen et des échantillons de miel

Enfin un dernier type de relevé correspondant au poids des pelotes de pollens fraîchement récoltées et non encore stockées dans les alvéoles du corps de ruche a été réalisé. Un système de trappe à pollen plateau a été mis place sous chacune des 42 ruches (Figure 53 - point 1). Composé d'un tiroir et d'une porte amovible, celui-ci permettait de faire tomber les pelotes de pollen situées sur les pattes des butineuses de retour à la ruche (Figure 53 - points 2 et 3). La collecte des pelotes a été réalisée entre le 1er avril et le 31 octobre 2011. Les trappes mises en fonction une fois par semaine sur une durée de 24 h nous ont obligés à parcourir plus de 657,4 km par semaine en moins de 48 h (Feuillet *et al.*, 2008 ; Odoux *et al.*, 2014 ; Odoux *et al.*, 2012). Durant les phases de mise en fonction des trappes, les trous à mâles ont été systématiquement fermés. Une fois prélevées, les pelotes ont été pesées⁶⁶ par ruche (Figure 53 - point 4), homogénéisées par site puis conservées à -18°C dans l'attente de la réalisation d'analyses palynologiques. Au total, 168 échantillons ont été récoltés soit 28 par site.

- **Variables « sanitaires »**

Parallèlement à l'observation de l'évolution de la dynamique de la population et des réserves alimentaires stockées, un suivi de l'état sanitaire des colonies organisé autour de trois variables semi-quantitatives et d'une variable quantitative, a été effectué tous les 15 jours en 2010 et en 2011. Celui-ci concernait : le taux de mortalité à la ruche ; le nombre de colonies mortes en sortie d'hivernage ; la présence de maladies ; la dynamique d'occupation de la ruche.

Pour estimer le taux d'abeilles ouvrières et de mâles morts à la ruche, des trappes grillagées sur le dessus, d'une longueur d'1,20 m et d'une largeur de 60 cm ont été conçues sur la base des travaux d'Illies *et al.* (2002) et de Perez *et al.* (2001), puis disposées devant l'entrée de chacune des 42 ruches (Figure 52-point 4).

⁶⁶ Afin de ne pas contaminer les échantillons prélevés lors de la pesée, un récipient différent a été utilisé pour chacun des sites et nettoyé avant chaque utilisation.

Classes de mortalité	Éléments de définition
1	<i>Moins de 10 abeilles mortes</i>
2	<i>Entre 10 et 50 abeilles mortes</i>
3	<i>Entre 50 et 100 abeilles mortes</i>
4	<i>Entre 100 et 500 abeilles mortes</i>
5	<i>Entre 500 et 1000 abeilles mortes</i>
6	<i>Plus de 1000 abeilles mortes</i>

Tableau 8 : Classes de mortalité

En 2010 les abeilles mortes ont été dénombrées systématiquement à l'aide d'un compteur manuel. Toutefois, la durée nécessaire à la collecte de cette information étant trop importante, nous avons fait le choix pour la seconde année d'observation, de simplifier le protocole en estimant la mortalité par trappe en fonction de six classes, (Tableau 8).

Parallèlement, le nombre de colonies mortes en sortie d'hivernage sur les sites a été comptabilisé chaque année, au printemps 2011 pour l'année 2010 et au printemps 2012 pour l'année 2011.

L'observation de certains pathogènes dans les colonies a été noté en présence / absence (1 / 0). Ceux principalement recensés concernent la loque américaine *Bacillus larvae*, la loque européenne *Streptococcus pluton*, l'ascosphérose (mycose) *Ascosphaera apis*, l'aspergillose *Aspergillus flavus*, la varroase *Varroa jacobsoni*, la maladie noire, et le couvain sacciforme (Jean-Prost *et al.*, 2005 ; Guerriat, 2000). La présence de prédateurs tels que la grande et la petite teigne *Galleria mellonella* et *Achroea grisella*, les frelons asiatique *Vespa velutina* et européen *Vespa crabro*, voire des activités de pillage ont également été notés.

Enfin, bien que secondaire, nous avons considéré l'étude de la dynamique d'occupation de la ruche par la colonie, comme un indicateur supplémentaire de l'état de santé et de la force de celle-ci (Seeley, 1995). Pour ce faire, le nombre de faces de cadres entièrement bâties mais inoccupées, légèrement bâties (étirées), voire pas du tout bâties (gaufrees), ont été comptabilisés par ruche tous les 15 jours.

2.3.2.3. Observation des stratégies de butinage

Afin de voir dans quelles dimensions le contexte paysager et plus particulièrement la composante ligneuse, impactent les choix alimentaires opérés par les butineuses, il importait :

- d'identifier pour chacun des sites d'étude, la nature et la diversité des espèces floristiques mobilisées pour le pollen et le nectar ; composantes essentielles au développement et à la survie des colonies d'abeilles domestiques ;
- d'analyser les proportions et la durée de mobilisation de ces mêmes espèces tout au long de la saison et en particulier lors des périodes de disette.

Pour ce faire, deux types de données regroupant des variables qualitatives et quantitatives ont été collectés, à savoir :

- les pelotes de pollen fraîchement récoltées par les butineuses ;
 - les miels non operculés ou « nectars frais » stockés dans la ruche.
- **Suivi des récoltes de nectar**

Méthode de collecte des données

En 2011 un prélèvement de miel par ruche a été réalisé tous les 15 jours de début avril à fin-septembre, par découpage⁶⁷ à l'aide d'un lève cadre, sur une surface de 32 cm² et une profondeur correspondant à celle d'une face de cadre (Figure 53 - points 6 et 7). Ces échantillons ont été prioritairement collectés sur des cellules non operculées, dans les hausses puis dans le corps de ruche lors des périodes situées en dehors des grandes miellées, de façon à maximiser le prélèvement de nectar frais et à obtenir une bonne corrélation avec les ressources floristiques disponibles au même moment dans le paysage. 504 échantillons ont ainsi été obtenus. Chacun d'eux a fait l'objet d'un tri manuel afin d'éliminer un maximum

67. D'après Louveaux et al. (1970) un prélèvement par centrifugation ou au moyen de pipettes (le miel étant alors directement extrait dans les alvéoles) serait préférable à la méthode par découpage employée ici, pour éliminer le maximum de sources de contamination. Malgré tout, les résultats obtenus par découpage et tri restent, comme nous le verrons, cohérents et pertinents.

d'impuretés avant une homogénéisation par date et par site. *In fine*, 72 échantillons de miel ont été obtenus et conservés au réfrigérateur à -4°C en attendant d'être analysés dans un laboratoire spécialisé dans l'expertise des miels. Dans le cadre de cette recherche, le laboratoire partenaire retenu était Naturalim France Miel⁶⁸.

Méthode d'analyse des miels

L'analyse des miels doit permettre d'apporter quatre types d'informations : la détermination des taxons botaniques mobilisés pour la collecte de ressources nectarifères ; l'intensité et la fréquence de mobilisation des différents taxons ; la caractérisation du spectre des sucres constitutifs des différents échantillons de miel collectés ; l'identification de la nature des miels stockés. Pour obtenir de telles informations trois types d'analyses ont dû être menés : méliissopalynologiques, physico-chimiques et sensorielles.

Les analyses méliissopalynologiques (étude des pollens contenus dans le miel), ont été réalisées d'après la méthode de Louveaux *et al.* (1978) sur des échantillons de 10 g de miel (Vergeron, 1964). Les taxons ont été déterminés à l'échelle du type pollinique, de la famille, du genre voire de l'espèce quand cela était possible. Les résultats ont permis de dresser un inventaire exhaustif des ressources floristiques mobilisées par les colonies pour la collecte de nectar, tout au long de leur cycle de développement et d'analyser les stratégies de butinage mises en œuvre au sein des différentes structures paysagères (variable qualitative). Trois atlas palynologiques ont été mobilisés pour le travail de détermination (Ricciardelli D'Albore et Persano Oddo, 1978 ; Ricciardelli D'Albore, 1998 ; Von der Ohe et Von der Ohe, 2007) ainsi qu'une flore (Bonnier, 1990).

Parallèlement, le taux de mobilisation des différents taxons a été obtenu par comptage du nombre de grains de pollens par taxon sur un total de 500 grains par lame (Vergeron, 1964). Ce nombre a ensuite été exprimé en pourcentage. Selon la fréquence des grains, les taxons sont habituellement classés en trois catégories : > 45 % pollens dominants, entre 16 et 45 % pollens d'accompagnements, et

⁶⁸ www.francemiel.fr

$\leq 15 \%$, pollens isolés (Louveaux *et al.*, *op. cit.*). Dans notre cas, le pourcentage de grains spécifique à chacun des taxons a été pris en considération. Selon Vergeron (*op. cit.*), une telle approche n'est valable que si et seulement si le comptage est effectué sur au moins 500 grains.

L'approche physico-chimique a quant à elle uniquement porté sur la détermination du spectre des sucres constitutifs des échantillons de miel. Réalisées par chromatographie liquide sous haute pression (HPLC) (Bogdanov *et al.* 1988), ces analyses nous ont permis de caractériser et de quantifier les types de sucres présents dans le miel (Lequet, 2010). 19 types de sucres ont ainsi été recherchés. Leurs taux de concentration respectifs ont été exprimés en pourcentage. Ils concernent : le fructose, le glucose, le saccharose, le tréhalose, le disaccharide X, l'isomaltose, le maltose, le gentiobiose, le mélibiose, le raffinose, l'erlose, le mélézitose, le maltulose, le laminaribiose, le turanose, le kojibiose, le palatinose, l'altotriose et le kestose. En sachant que l'abeille domestique *Apis mellifera L.* n'assimile pas les sucres de la même façon, certains pouvant même être toxiques (Brodschneider et Crailsheim, 2010 ; Barker, 1977 ; Bruneau 2006), de telles analyses nous ont permis de proposer une approche « qualitative » des miels stockés par les colonies tout au long de la saison, en fonction des différents contextes paysagers. Une telle approche n'a encore à notre connaissance jamais été réalisée.

Enfin un troisième type d'analyse a été réalisé pour chacun des échantillons. Celui-ci consiste en un examen sensoriel dit organoleptique des miels (odeur et arôme). Sur la base d'un référentiel aromatique standardisé (Guyot-Declerck, 1998), ces analyses permettent d'apporter un complément d'informations quant à la qualité des miels (Piana *et al.*, 2004). Dans le cadre de cette recherche, l'approche organoleptique nous a permis de caractériser plus finement la nature des miels stockés par les colonies ; l'analyse méliissopalynogique n'étant pas à elle seule suffisante (Lequet, *op. cit.*).

- **Suivi des récoltes de pollen**

L'analyse des pelotes de pollen prélevées sur les colonies ayant été réalisée trop tardivement, seuls des résultats préliminaires présentés de façon très ponctuelle ont été intégrés dans ce manuscrit. Malgré cela, il nous a semblé intéressant de présenter l'approche méthodologique mise en œuvre.

Méthode de collecte des données

Parallèlement à la collecte d'échantillons de miel, des prélèvements de pelotes de pollen frais ont été réalisés une fois par semaine entre début avril et fin octobre 2011, sur une durée de 24 h, comme cela a déjà été précisé en amont. Sur les 168 échantillons prélevés, seuls 84 soit 14 par site équivalant à un relevé tous les 15 jours, ont été analysés. Les 84 échantillons restant faisant l'objet du projet post-doctoral.

Méthode d'analyse des pelotes de pollen

L'analyse palynologique des pelotes de pollen visait à répondre à deux objectifs : déterminer l'origine floristique des taxons mobilisés par les butineuses pour la constitution des réserves de pollen ; estimer par une approche quantitative la contribution ou le degré de mobilisation de chacun des taxons tout au long de la saison (approche phénologique) en fonction des différents contextes paysagers.

À partir des 84 échantillons préalablement stockés au frais et homogénéisés par site et par date de relevé, cinq fois 0,2 g de pollen ont été prélevés en cinq points d'une boîte de pétrie, afin de constituer des sous-échantillons homogènes de 1 g de pollen frais (Tamic, 2010). Le protocole chimique utilisé par la suite, correspond à une adaptation du procédé d'extraction par acétolyse de Faegri et Inversen (1989), à l'aide des travaux de Erdtman (1960), Louveaux *et al.*, (1978) et plus récemment de Tamic (*op. cit.*). Ce dernier consiste à :

- un séchage des pelotes placées dans une étuve à 38°C pendant 48 h ;
- une élimination de la matière organique à chaud, avec de l'hydroxyde de potassium KOH ;

- une élimination des molécules d'eau avec de l'acide acétique glacial ($C_2H_4O_2$) ;
- une coloration et un gonflement des grains de pollen par acétolyse ;
- une dilution de $0,25\text{ cm}^3$ extrait du culot issu de l'acétolyse, dans $6\,000\text{ }\mu\text{l}$ de glycérol-phénolé ;
- une conservation d'un extrait des dilutions dans des eppendorf⁶⁹.

Dans la plupart des travaux portant sur l'étude de pollens collectés sur des ruches, la méthode de dilution des pelotes dans de l'eau, puis le montage sur lame des échantillons, dans de la gélatine-glycérine de Kaiser colorée à la fuchsine, est d'avantage utilisée que le procédé acétolytique (Louveaux *et al.*, 1978 ; Feuillet *et al.*, 2008 ; Odoux *et al.*, 2012 ; Requier, 2013). Bien que nettement plus longue à mettre en œuvre, cette seconde méthode permet par la clarification des structures de la paroi pollinique qu'elle opère, une observation très fine des grains et une plus grande exactitude dans le travail de détermination (Gadbin, 1979).

Détermination et comptage

À l'issue du protocole de traitement, un prélèvement de $20\text{ }\mu\text{l}$ de la préparation de chaque échantillon, préalablement homogénéisé, a été monté entre lame et lamelle pour l'analyse microscopique. Le comptage et la détermination pollinique ont été réalisés à l'aide d'un microscope photonique à transmission permettant un grossissement $\times 400$. La détermination le long de transects horizontaux a été poussée jusqu'à l'espèce quand cela s'avérait possible voire, à l'inverse, au type pollinique ou à la famille. Ce travail s'est appuyée sur les clés d'identification de Faegri et Iversen (1989), Moore *et al.*, (1991), Beug (2004) ainsi que sur l'atlas photographique de Reille (1992-1998). Un comptage systématique de la fréquence des différents taxons a été réalisé sur chacune des lames, sur un total de 800 grains. Ce comptage a permis d'estimer quantitativement la contribution de chacun des taxons dans l'apport de ressources alimentaires pour les colonies. Les résultats ont été exprimés en pourcentage.

⁶⁹ Lors de chacune des étapes du processus de traitement, les échantillons de pollens mobilisés ont été systématiquement pesés.

Toutefois, selon Da Silveira (1991), les variations observées quant à la taille des grains par espèce sont importantes. Aussi, la mesure de la fréquence ne permet pas selon lui, de rendre réellement compte de la contribution des différents taxons dans l'apport quantitatif de ressources polliniques aux colonies (Da Silveira, 1991). Une estimation du volume des grains de pollen par taxon est donc préconisée (Da Silveira, *op. cit.* ; Buchmann et O'Rourke, 1991 ; Feuillet *et al.*, 2008 ; Requier, 2013). En considérant les grains proches d'une forme elliptique, cette méthode implique une mesure des deux axes nécessaires à l'estimation de leur volume (Da Silveira, *op. cit.*). Or, le niveau de détermination des taxons ne permettant pas toujours d'accéder à l'espèce, il semblait difficile d'obtenir des informations fiables par le biais des atlas polliniques. Seule des mesures propres réalisées au microscope lors du travail de détermination rendaient possible l'acquisition de données fiables. Dans le cadre de notre étude, le manque de temps ne nous a pas permis d'adopter une telle approche qui pourra toutefois être envisagée au cours du post-doctorat. Les résultats « polliniques » présentés ultérieurement ne prennent donc en considération que l'approche fréquentielle ou numérique des grains.

2.3.2.4. Constitution des bases de données liées à l'étude des traits d'histoire de vie

L'important travail de collecte des données liées à l'étude des traits d'histoire de vie nous a conduit à parcourir plus de 22 680 km en 13 mois soit en moyenne 436 km par semaine. Les nombreuses variables observées ont été structurées en trois bases de données. Elles concernent :

- l'aspect démographique des colonies (Figure 54 - point 3) ;
- les réserves de miel stockées (Figure 54 - point 4) ;
- les pelotes de pollen récemment collectées (Figure 54 - point 5)

Ces trois bases de données ont été analysées séparément, tel que nous le verrons ultérieurement.

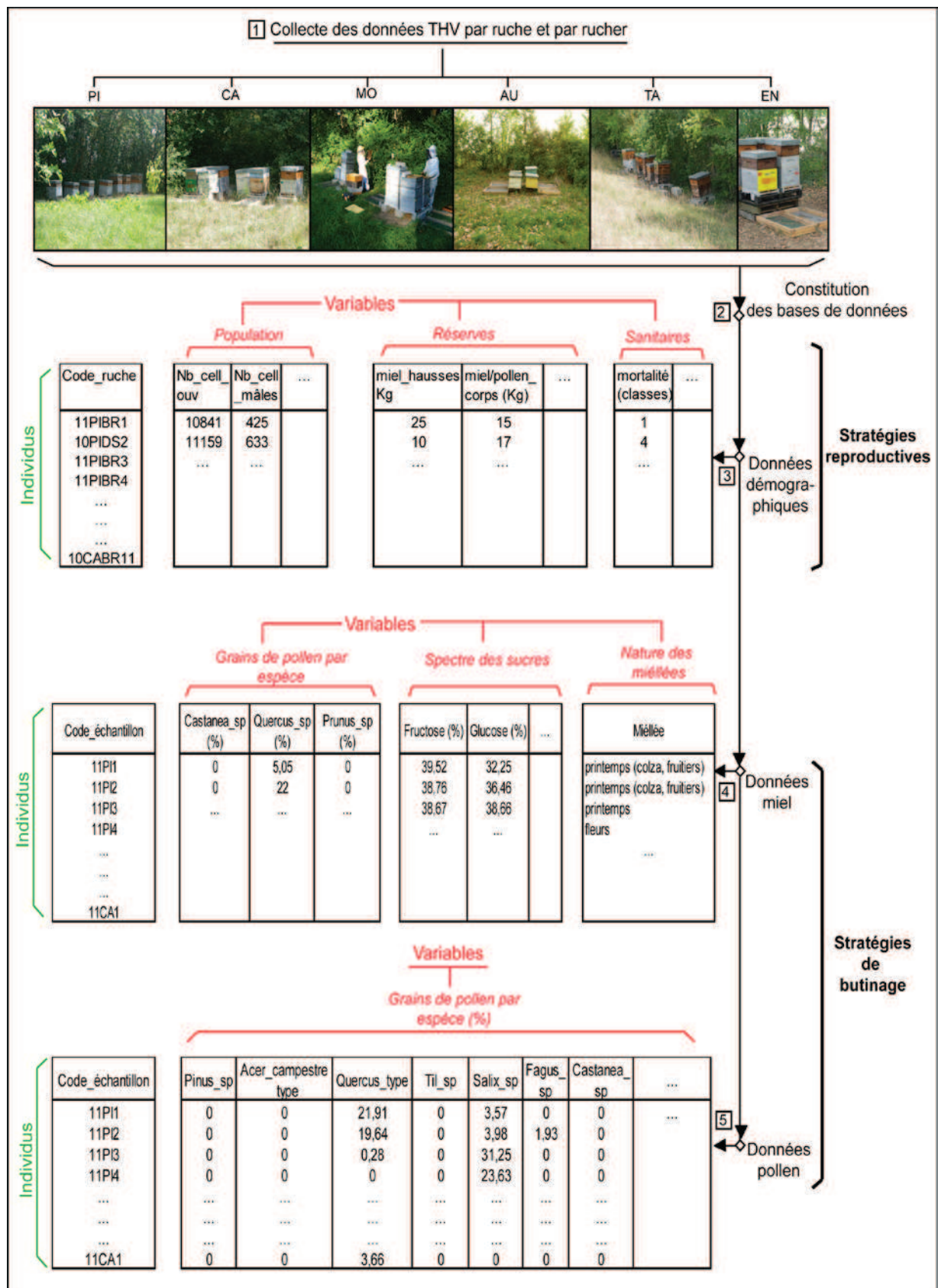


Figure 54 : Bases de données constituées à partir de l'observation des traits d'histoire de vie des colonies

2.3.3. Suivi des conditions climatiques

Parallèlement aux relevés de végétation et à l'observation de l'évolution des traits d'histoire de vie des colonies, nous avons effectué le suivi systématique de plusieurs types de données climatiques.

2.3.3.1. Intérêt des données climatiques

De nombreux travaux font état d'une influence directe des conditions climatiques sur l'activité voire sur la dynamique globale des colonies. En dehors des périodes de grande nécessité, les butineuses ne collectent pas de ressources nectarifères ou pollinifères par temps de pluie, ni lorsque les températures se situent en deçà de 12°C (Seeley, 1995). À l'inverse, d'importantes chaleurs les orienteront prioritairement vers la récolte d'eau, afin de permettre une meilleure régulation des températures au sein de la ruche (Le Compte et Navajas, 2008). Les répercussions liées aux conditions climatiques peuvent également se traduire de manière indirecte : par une forte fluctuation de la phénologie des espèces d'une année sur l'autre ; par une réduction des sécrétions nectarifères du fait de fortes chaleurs ou à l'inverse ; par une nette augmentation de ces sécrétions lors d'un temps chaud et humide (Shuel, 1964 ; Jean-Prost et Le Conte, 2005 ; Price et Waser, 1998 ; Cleland *et al.*, 2007). Les répercussions sur l'activité de butinage en sont immédiates.

Étudier l'évolution saisonnière des traits d'histoire de vie de colonies d'abeilles domestiques implique donc une prise en compte des données climatiques locales. De plus, celles-ci devaient nous permettre de valider l'homogénéité des conditions de développement des colonies entre les différents sites d'étude, et d'évaluer l'impact du contexte climatique local sur certains paramètres liés à l'activité de butinage tel que le poids des récoltes de pollen sur 24 h.

2.3.3.2. Méthode de relevé

Pour ce faire, un thermomètre enregistreur à port USB (Votcraft DL-121TH) a été placé au centre de chacun des six ruchers expérimentaux (eux même situés au centre des sites d'étude), à l'ombre, à environ un mètre au-dessus du sol (Figure 55).

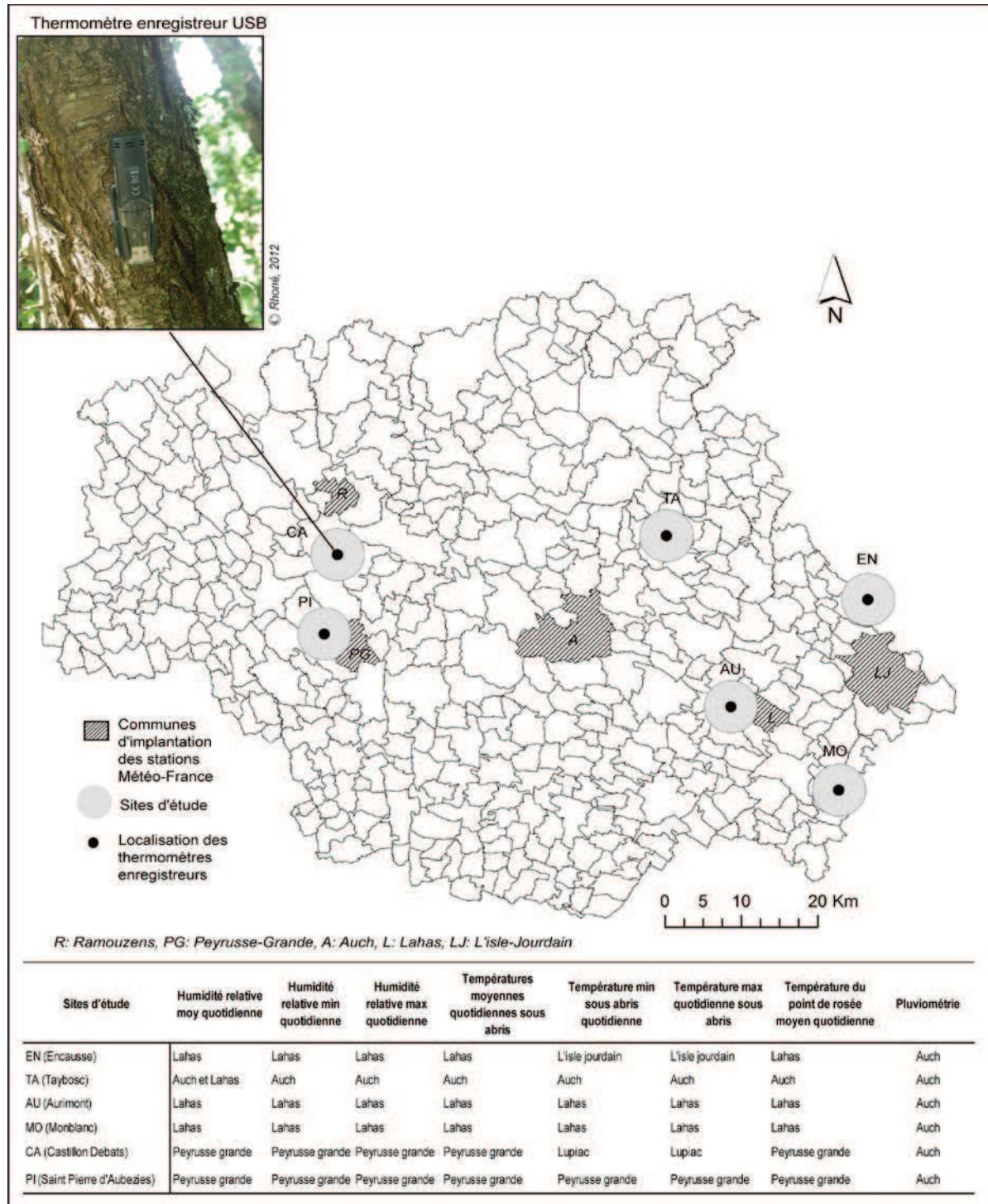


Figure 55 : Localisation des stations Météo-France mobilisées par site

Trois types de données ont été collectés toutes les cinq minutes du 1^{er} juin au 31 octobre 2010 puis du 1^{er} avril au 31 octobre 2011, avant d'être ramenées à des valeurs quotidiennes. Il s'agit :

- des températures moyennes, minimales et maximales ;

- de l'humidité moyenne, minimale et maximale ;
- du point de rosée.

Les informations liées à la pluviométrie et au manque de données dû à une mise en place tardive des instruments de mesure voire à des problèmes techniques, ont été acquises auprès de Météo-France pour les années 2010 et 2011. Celles-ci sont issues des six stations météorologiques les plus proches des sites d'étude (Figure 55).

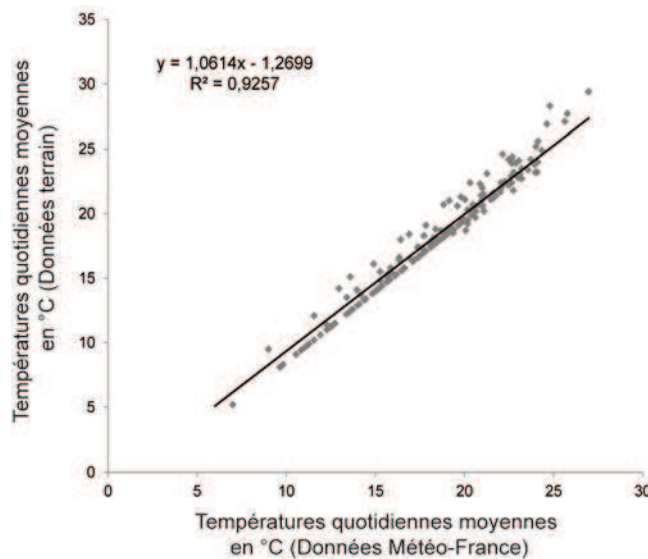


Figure 56 : Calcul du coefficient de correction pour les températures moyennes de 2010 (site AU)

Les stations Météo-France étant relativement éloignées des sites, un réajustement des valeurs a été réalisé afin que celles-ci soient plus en cohérence avec les données recueillies localement. Ainsi, un coefficient de « correction » obtenu par le biais d'un modèle linéaire simple (régression simple de 1^{er} degré) a été appliqué aux données Météo-France (Figure 56).

2.4. Méthode d'analyse des données

À l'issue de ce travail de collecte d'informations, les données exogènes et endogènes ont été réunies dans des tableaux de mesures individus / variables, soumis au traitement statistique croisé. L'analyse de l'ensemble de ces variables devant nous permettre de faire apparaître les formes d'organisation qui sous-tendent la dynamique globale des colonies au regard des différents types de structures paysagères étudiées.

Toutefois, l'exploration d'une telle complexité a nécessité des approches appropriées permettant de décrire et de caractériser de façon simplifiée la variation des données (Moreau, 2005). C'est pourquoi, des méthodes d'analyses spatiales (indicateurs de composition et de configuration spatiale des paysages) couplées à des traitements statistiques univariés, bivariés et multivariés ont été mobilisées.

2.4.1. Analyse formalisée de la structure du paysage

« La géographie cherche à expliquer pourquoi des objets [...], des lieux, des unités spatiales peuvent présenter des caractéristiques différentes. Parmi tous les facteurs explicatifs qu'il est possible d'envisager, [celle-ci] s'intéresse plus précisément à ceux qui relèvent de la localisation. [Elle tente ainsi de répondre à la question du] « pourquoi cet ici ne ressemble pas à cet ailleurs ou pourquoi se ressemblent-ils plus que cet autre ici et cet autre ailleurs ». La localisation [est donc étudiée] comme facteur susceptible d'intervenir dans l'explication de la diversité des lieux [ou des phénomènes] (Pumain et Saint-Julien, 2005). Adopter une approche géographique pour l'étude des interactions abeilles / paysage et étudier le rôle spécifique de la composante ligneuse sur l'évolution des traits d'histoire de vie des colonies, implique donc une caractérisation de l'organisation de l'espace propre à chaque site d'étude, la plus fine possible.

2.4.1.1. Une approche par les métriques paysagères

Pour ce faire, plusieurs indicateurs paysagers semi-quantitatifs ou mesures statistiques du paysage à la croisée entre écologie et géographie, ont été mobilisés. D'après les travaux de Cushman *et al.* (2008), à l'heure actuelle plus de 100 types de mesures existent, souvent redondantes. Elles se répartissent en deux grandes catégories. Celles qui consistent à caractériser :

- la composition du paysage sans faire référence aux attributs spatiaux, soit à caractériser la diversité, la richesse et l'abondance des entités ;
- la configuration spatiale de ces mêmes entités, soit leur répartition, agencement, forme, surface, étendue, agrégation, fragmentation, contraste etc., au moyen d'informations spatiales (Gustafson, 1998).

Cette seconde catégorie de mesures peut être interprétée d'un point de vue purement structurel, voire également fonctionnel, en référence à certains processus écologiques. Dans le cadre de l'étude des interactions abeilles / paysage, la fonctionnalité de la mosaïque paysagère a été largement questionnée, notamment en ce qui concerne l'accessibilité, la fragmentation voire l'hétérogénéité des zones de ressources alimentaires.

Ces métriques paysagères peuvent être appréhendées à différents niveaux, de la tâche, la classe, au paysage (Burel et Baudry, 2006). Dans notre cas, seuls la classe et le paysage ont été retenus, l'échelle de la tâche étant trop détaillée pour appréhender l'organisation globale de la mosaïque paysagère.

L'analyse au niveau de la classe d'occupation du sol doit permettre, selon Cushman *et al.* (2008), de caractériser le degré de fragmentation des différents types de tâche (taille, étendue, forme, surface, voisinage, agrégation etc.). Une approche menée à l'échelle de l'ensemble de la mosaïque paysagère, renseigne d'avantage sur le degré d'hétérogénéité, la texture et le grain de celle-ci (Cushman *et al.*, 2008).

Par conséquent, ces deux échelles d'analyse apportent des informations différentes mais néanmoins complémentaires quant à la structure du paysage. Toutefois, selon Luginbühl (2009), aucune des métriques ne peut rendre compte de l'ensemble du paysage, « *objet complexe par excellence, non réductible à la somme des éléments qui le composent* ». Chacune d'elles renseigne une dimension partielle de celui-ci, sans pour autant traduire la réalité paysagère dans sa totalité.

Dans le cadre de cette recherche, les mesures spatiales ont été principalement mobilisées afin de caractériser :

- le degré d'ouverture *versus* fermeture du paysage (surface de recouvrement de la composante ligneuse, densité de lisière etc.)
- le degré d'hétérogénéité *versus* homogénéité de la composante ligneuse et du paysage (diversité des éléments paysagers, complexité des relations spatiales entre ces éléments etc.), pour chacun des sites d'étude.

Parallèlement, certaines de ces métriques ont été mobilisées afin d'étudier de façon plus approfondie la configuration spatiale des zones présentant un certain Potentiel de Production de Miel ou PPM (Figure 50).

2.4.1.2. Bilan des métriques retenues

Parmi les indicateurs paysagers existant, seuls 9 d'entre eux ont été mobilisés pour caractériser l'organisation des six mosaïques paysagères retenues. Ces derniers ont été calculés à l'aide du logiciel Fragstat[®] (McGarigal, version 4.2). Chacun d'eux nous a permis d'appréhender différents aspects de l'organisation des structures paysagères et plus spécifiquement des unités et sous-unités fonctionnelles (ou zones de ressources trophiques), à savoir la composition et la configuration spatiale (Tableau 9). La composition a été étudiée par le biais de quatre types d'indicateurs permettant de rendre compte en particulier :

- de la répartition des zones ressources dans le paysage (PALND, CA, AREA MN et AREA SD) ;
- de leur fragmentation (PD) ;
- de leur diversité (SIDI) ;
- de leur ouverture / fermeture (ED).

La configuration spatiale des unités et sous-unités fonctionnelles a été appréhendée par le biais de trois types d'indicateurs paysagers permettant d'analyser :

- l'entremêlement et le niveau de regroupement des zones ressources (AI et IJI) ;
- leur degré de connectivité et de dispersion (ENN MN et ENN SD) ;
- et enfin la complexité de leur forme (FRAC MN et FRAC SD).

Ces indicateurs ont été mesurés à partir des cartes d'occupation du sol préalablement constituées pour les années 2010 et 2011 (Figure 42), à deux échelles spatiales : celle de l'ensemble de la mosaïque paysagère et celle de la composante ligneuse, pour chacun des six sites d'étude. Selon les objectifs

recherchés, différents niveaux de précisions quant à la typologie des formes d'occupation du sol ont été mobilisés.

COMPOSITION

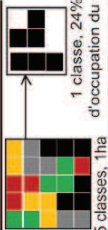
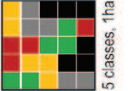
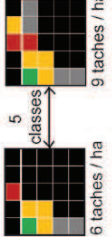


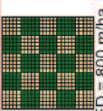
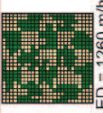


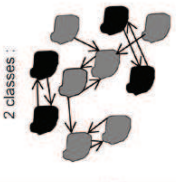


Répartition des classes dans le paysage									
PLAND (Percentage of Landscape)	Fragstat	Pourcentage d'occupation du sol de chacune des classes.	%	$PI = \frac{\sum_{j=1}^n a_{ij}}{A} (100)$	a_{ij} = surface (m ²) de la tache ij . PI = proportion du paysage occupée par un type de classe . A = surface totale du paysage (m ²).	X	-	 5 classes, 1ha 1 classe, 24% d'occupation du sol	Indicateur qui rend compte de la représentativité et de la dominance de chaque classe à l'échelle du paysage.
CA (total Class Area)	Fragstat	Surface totale de toutes les taches d'une même classe	hectares	$\sum_{j=1}^n a_{ij} \left(\frac{1}{10.000} \right)$	a_{ij} = surface (m ²) de la tache ij .	X	-	 5 classes, 1ha 1 classe: 0,24 ha	Indicateur qui renseigne sur le surface de la mosaïque paysagère occupée par chaque type de classe.
AREA_MN (Mean)	Fragstat	Surface moyenne des taches d'une même classe ou de toutes les taches du paysage.	hectares	$\text{Area MN} = \frac{\sum_{j=1}^n a_{ij}}{n_i}$	a_{ij} = surface (m ²) de la tache ij .	X	X		Sous-indicateur qui renseigne sur la taille moyenne des taches. Couplé à l'écart-type, celui-ci permet d'appréhender la distribution et la variation de la taille des taches à l'échelle de la classe et du paysage. Plus l'écart-type est important plus la variation de la taille des taches au regard de la moyenne est importante.
AREA_SD (Standard deviation)	Fragstat	Ecart-type de la surface des taches d'une même classe ou de toutes les taches du paysage.	hectares	$\text{Area SD} = \sqrt{\sum_{j=1}^n [a_{ij} - \left(\frac{\sum_{j=1}^n a_{ij}}{n_i} \right)^2] / n_i}$	n_i = nombre total de taches d'une même classe . a_{ij} = surface (m ²) de la tache ij .	X	X		
Fragmentation des classes et du paysage									
PD (Patch Density)	Fragstat	Densité de taches sur 100 hectares	effectif	$PD = \frac{n_i}{A} (10.000) (100)$	n_i = nombre total de taches d'une même classe. A = surface totale du paysage (m ²).	X	X	 6 taches / ha 9 taches / ha	Indicateur qui renseigne sur le degré de fragmentation à l'échelle de la classe ou du paysage. Du point de vue fonctionnel (abeille), il renseigne sur le degré de fragmentation des zones ressources. Pour une même surface, plus le nombre de taches est élevé plus les zones ressources sont fragmentées.
Diversité du paysage									
SIDI (Simpson's Diversity Index)	Fragstat	Indicateur de diversité de Sympson.	$0 \leq SIDI < 1$	$SIDI = 1 - \sum_{i=1}^m P_i^2$	P_i = Proportion du paysage occupée par la classe i .	-	X	 SIDI = 0,39  SIDI = 0,98	Indicateur qui renseigne sur la diversité du paysage. Plus la valeur obtenue est proche de 1 plus la probabilité que deux pixels sélectionnés de manière aléatoire appartiennent à des classes différentes est forte donc plus le paysage est diversifié. Couplé à l'indice H, cet indicateur permet de caractériser le degré d'hétérogénéité versus l'homogénéité du paysage.
Ouverture versus fermeture du paysage									
ED (Edge Density)	Fragstat	Densité de lisière par hectare à l'échelle de la classe ou du paysage.	mètres /hectares	$ED = \frac{\sum_{k=1}^m e_{ik}}{A}$	e_{ik} = longueur totale de lisière d'un type de classe i (limites paysagères incluses). A = surface totale du paysage (m ²).	X	X	 ED = 800 m/ha  ED = 1260 m/ha (Eden et al., 2000)	Indicateur qui appliqué à la composante lisière, renseigne sur le degré de fermeture du paysage. Appliqué à l'ensemble des classes, il rend compte de la longueur des zones d'interface entre celles-ci. Ces zones d'interface étant potentiellement riches en ressources floristiques.

Tableau 9 : Bilan des métriques paysagères mobilisées (1 / 2). (Les formules indiquées ne concernent que le calcul des indicateurs à l'échelle de la classe ; le détail des formules pour l'échelle paysagère sont disponibles dans le manuel de McGarigal, 2014)

Entremêlement et regroupement des entités spatiales

AI (Agrégation index)	Fragstat	Indicateur d'agrégation des tâches d'une classe. Appliqué à l'échelle du paysage, l'indice est pondéré par la surface proportionnelle de chaque classe.	%	$AI = \left[\frac{g_{II}}{\max - g_{II}} \right] (100)$	$g_{II} = \text{nombre d'adjacences des pixels d'une même classe } l$ $\max - g_{II} = \text{nombre maximum d'adjacences possibles des pixels d'une même classe / si toutes les tâches étaient rassemblées en une seule et même entité.}$	X	X	Indicateur qui renseigne sur le degré ou la fréquence de regroupement des pixels d'une même classe. Plus une classe est agrégée plus les pixels sont regroupés et plus la valeur obtenue est proche de 100 %. Un fort taux d'agrégation et une faible diversité (SDI) sont significatifs d'un paysage homogène.	Classe noire : 
UI (Interspersion and Juxtaposition index)	Fragstat	Indicateur d'entremêlement et de juxtaposition.	%	$UI = \frac{- \sum_{k=1}^m \left(\frac{e_{ik}}{\sum_{k=1}^m e_{ik}} \right) \ln \left(\frac{e_{ik}}{\sum_{k=1}^m e_{ik}} \right)}{\ln (m-1)} (100)$	$e_{ik} = \text{longueur totale de lisière d'un type de classe } l$ (limites paysagères incluses). $m = \text{nombre total de tâches d'une même classe.}$	X	X	Indice qui renseigne sur le degré d'adjacence (entremêlement) des tâches et non des pixels. Plus la valeur obtenue est proche de 100% plus les tâches ont le même degré d'adjacence les unes vis-à-vis des autres. Exr. chaque classe a une adjacence commune avec toutes les autres classes.	

Connectivité / dispersion

ENN_SD	Fragstat	Ecart-type des distances entre les tâches les plus proches, issues d'une même classe.	mètres	$ENN\ SD = \sqrt{\sum_{j=1}^{n_i} [h_{ij} - \left(\frac{\sum_{j=1}^{n_i} h_{ij}}{n_i} \right)]^2 / n_i}$	$h_{ij} = \text{distance de la tâche } ij \text{ à la tâche voisine la plus proche, issue de la même classe.}$ $n_i = \text{nombre total de tâches d'une même classe.}$	X	-	Sous-indicateur qui renseigne sur la distance moyenne entre les tâches. Couplé à l'écart-type, il permet d'appréhender la distribution des distances entre les tâches d'une même classe.	
ENN_MN	Fragstat	Distance moyenne entre les tâches voisines les plus proches, issues de la même classe. A l'échelle du paysage toutes les classes sont concernées.	mètres	$ENN\ MN = \frac{\sum_{j=1}^{n_i} h_{ij}}{n_i}$	$h_{ij} = \text{distance de la tâche } ij \text{ à la tâche voisine la plus proche, issue de la même classe.}$	X	-		
FRAC_MN	Fragstat	Indicateur de la complexité moyenne de la forme des tâches d'une même classe (approche fractale) voire de toutes les tâches du paysage.	$1 \leq FRAC\ MN \leq 2$	$FRAC\ MN = \sum_{j=1}^{n_i} \left[\frac{2 \ln(25 p_{ij})}{\ln a_{ij}} \right] / n_i$	$p_{ij} = \text{périmètre (m) de la tâche } ij$ $a_{ij} = \text{surface (m}^2\text{) de la tâche } ij$	X	X	Indicateur qui renseigne sur la complexité géométrique ou la compacité moyenne de la forme des tâches d'une même classe ou d'un paysage. Plus la forme des tâches est proche de celle d'un carré, plus la valeur de l'indicateur est proche de 1. Couplé à l'indicateur de surface, il renseigne sur l'étalement et l'expansion des tâches d'une classe dans le paysage. Plus les tâches d'une classe ont une surface et une forme moyennes importantes, plus les tâches de cette classe auront tendance à être éparpillées et découpées, rendant compte d'une expansion paysagère de celles-ci, et inversement.	
FRAC_SD	Fragstat	Ecart-type lié à la complexité de la forme des tâches d'une même classe voire de toutes les tâches du paysage.	$1 \leq FRAC\ SD \leq 2$	$FRAC\ SD = \sqrt{\frac{\sum (FRAC - FRAC\ MN)^2}{n_i}}$	$n_i = \text{nombre total de tâches d'une même classe}$	X	X	Sous-indicateur qui rend compte de la variation de la complexité de la forme des tâches d'une même classe ou de toutes les tâches du paysage.	

CONFIGURATION SPATIALE

Bilan des métriques paysagères mobilisées (2 / 2)

2.4.1.3. Démarche méthodologique

En amont de la mise en œuvre des procédures de calcul à partir des cartes d'occupation du sol, une réduction du nombre de classes s'est avérée nécessaire, du fait des capacités d'analyses limitées du logiciel. Les ilots de cultures identifiés par des codes distincts ont été regroupés par classe en fonction de leur profil. Le regroupement a été effectué à l'aide d'une méthode de Classification Ascendante Hiérarchique ou CAH appliquée aux données brutes de 2010 et 2011. Les variables retenues pour la mise en œuvre de la classification concernaient : la surface totale des ilots (en hectares), la nature et la surface des cultures qui les constituent. La mise en œuvre de cette méthode, détaillée ultérieurement (Figure 61), nous a permis de mettre au point quatre niveaux de classes emboîtées après seuillage de la courbe des distances à 5, 10, 13 et 32 classes. Le nombre de types de postes d'occupation du sol conditionnant fortement les résultats issus du calcul des indicateurs, nous avons fait le choix pour ne pas « sur-complexifier » l'analyse, de ne conserver que les cinq premières classes d'ilots, pour 2010 et 2011. Les niveaux inférieurs plus détaillés nous ont simplement permis d'appréhender plus finement le profil de ces mêmes ilots. Au total 31 types de postes d'occupation du sol situés entre les niveaux 2 et 3 de la typologie (ilots de cultures et autres éléments paysagers confondus), ont été retenus pour le calcul des indicateurs paysagers (Annexe 5).

Par la suite, l'utilisation du logiciel Fragstat ®, impliquait une transformation des données spatiales du format vectoriel, au format matriciel ou raster. La taille des pixels ou le grain a été fixée en fonction de la surface de la plus petite entité paysagère cartographiée.

Concernant l'étendue paysagère, plusieurs niveaux ont été retenus. Dans un premier temps, l'étendue maximale de chacun des six sites correspondant à un rayon de 3,5 km, a été prise en compte. Par la suite, l'objectif étant d'évaluer la variabilité de la composition et de la configuration spatiale des mosaïques paysagères – celles-ci évoluant en fonction de l'emprise spatiale considérée (Burel et Baudry, 2006)- chaque site a été découpé successivement en sept disques et parallèlement en sept anneaux concentriques. Le rayon des disques a été augmenté de 500 m jusqu'à atteindre 3 500 m (Tableau 12). Les anneaux ont

été quant à eux découpés tous les 500 m, jusqu'à atteindre également la limite maximale des 3 500 m (Tableau 12).

Les résultats ont été représentés à l'aide d'histogrammes et de graphiques radars ; ces derniers permettant de représenter de manière synthétique l'ensemble des indicateurs paysagers mesurés. Afin de permettre leur comparaison, les données issues du calcul des différentes métriques ont été standardisées afin de disposer d'une moyenne égale à zéro et d'un écart-type égal à un. Pour ce faire la formule suivante a été mobilisée :

$$Y = \frac{X - \bar{X}}{\sigma}$$

Où X correspond à la valeur de l'indicateur, \bar{X} à la moyenne des valeurs de l'indicateur et σ à l'écart-type. À l'issue de ce calcul, les valeurs obtenues étant dès lors comprises entre -2 et 2.

Par la suite les indicateurs les plus significatifs ont été mis en lien avec les autres matrices de données, par le biais des méthodes de traitements statistiques présentées ci-dessous. Pour cette seconde phase d'analyse les valeurs non centrées réduites ont été mobilisées.

2.4.2. Méthodes de traitements statistiques des données

2.4.2.1. Matrices de données et caractéristiques des variables soumises à l'analyse

Suite à cet important travail de terrain, et comme l'indique le tableau 8, huit matrices de données ont été constituées. Quatre d'entre elles portent sur les dimensions structurelles (configuration spatiale) et composites (formes d'occupation du sol et de la végétation) du paysage ainsi que sur les conditions climatiques locales (matrices 1 à 5). Trois autres nous renseignent sur l'adaptation des colonies aux différents contextes paysagers étudiés (matrices 6 à 8).

	N° de matrice	Type de matrice	Individus	Variables	Origine de la variable	Nature de la variable	Fréquence des relevés	Année(s)	Traitements statistiques				Analyse spatiale	Remarques
									Univariés	Bivariés	AFC	CAH		
Approche paysagère : caractérisation de la structure spatiale et de la composition	1	Paysage : occupation du sol	Polygones par site Classes d'OS et ou sites	surface de recouvrement par poste d'OS	exogène	quantitatif	–	2010 & 2011	X	X	–	X	X	La CAH n'a été appliquée qu'aux seuls îlots de culture, en 2010 & 2011
				métriques paysagères	exogène	semi-quantitatif	–	2010 & 2011	X	X	–	–		
	2	Relevés de végétation (abondance-dominance)	Stations de relevés par site	perturbations anthropiques	endogène	qualitatif	tous les 15 js	2012	X	–			–	
				caractéristiques géologiques	endogène	qualitatif	1	2012	X	–			–	
				caractère hydrique	endogène	qualitatif	1	2012	X	–			–	
				pH	endogène	qualitatif	1	2012	X	–			–	
				exposition	exogène	qualitatif	1	2012	X	–			–	
				penie	exogène	quantitatif	1	2012	X	–			–	
				altitude	exogène	quantitatif	1	2012	X	–			–	
				aire totale du relevé	endogène	quantitatif	1	2012	X	–	X	X	–	
				recouvrement par strate (x 5 strates)	endogène	quantitatif	1	2012	X	–			–	Chacune des cinq strates a été considérée comme une variable à part-entière lors de l'AFC et de la CAH
				nombre de strates de végétation	endogène	quantitatif	1	2012	X	–			–	
				type de poste d'occupation du sol	endogène	qualitatif	1	2012	X	–			–	Un regroupement des types de postes d'occupation du sol a dû être préalablement effectué afin de simplifier l'analyse.
				diversité des espèces inventoriées	endogène	qualitatif	1		X	–			X	
				indice d'abondance-dominance par espèce	endogène	semi-quantitatif	1	2012	X	–			X	Les six classes d'abondance-dominance ont été conservées sous la forme de valeurs moyennes (Gillet, 2000)
	3	Phénologie des espèces floristiques	Espèces floristiques	type biologique	exogène	qualitatif	–	2012	X	–				
				type d'inflorescence	exogène	qualitatif	–	2012	X	–				
				mode de pollinisation	exogène	qualitatif	–	2012	X	–				
				couleur des fleurs	endogène	qualitatif	1	2012	X	–				
				humidité édaphique	exogène	qualitatif	–	2012	X	–				
				lumière	exogène	qualitatif	–	2012	X	–				
				pH	exogène	qualitatif	–	2012	X	–				
				phénologie	endogène	semi-quantitatif	tous les 15 js	2012	X	–				L'ensemble des informations concernant la phénologie des espèces inventoriées, leurs caractéristiques morphologiques et écologiques, ont été mobilisées lors de l'interprétation de l'AFC / CAH réalisée à partir des relevés de végétation, ainsi que pour le calcul du PPM ou Potentiel de Production de Miel. Aucune analyse factorielle n'a donc été réalisée à partir de cette matrice.
														Seuls trois stades de développement ou trois phénophases ont été retenues pour chacune des espèces : le début de la floraison (1), la période de pleine floraison (2) et la défloraison (3).
Etude des formes d'adaptation des colonies au contexte paysager	4	Potentiel de Production de miel (PPM)	Polygones par site	PPM par poste d'OS	endogène & exogène	quantitatif	–	2012	X	X			X	
	5	Données climatiques	Sites d'étude par date de relevé	températures (min, max, moy)	endogène	quantitatif	toutes les 5 min	2010 & 2011	X	X				
				humidité (min, max, moy)	endogène	quantitatif	toutes les 5 min	2010 & 2011	X	X				
				point de rosée	endogène	quantitatif	toutes les 5 min	2010 & 2011	X	X				
				pluviométrie	endogène	quantitatif	1 fois par jour	2010 & 2011	X	X				
														Les données pluviométriques ont été acquises auprès de Météo-France à l'aide des stations de surveillance.
	6	Dynamique démographique des colonies	Colonies par site	Couple de site	endogène	qualitatif	–	2010 & 2011	X	X				
				Population										
				nombre de cellules ouvrières	endogène	quantitatif	tous les 15 js	2010 & 2011	X	X				
				nombre de cellules mâles	endogène	quantitatif	tous les 15 js	2010 & 2011	X	X				
				taille de la population adulte	endogène	semi-quantitatif	tous les 15 js	2011	X	X				
				nature du couvain (œufs, larves, nymphes)	endogène	qualitatif	tous les 15 js	2010 & 2011	X	X				
				état des réserves alimentaires										
				nombre de cadres de miel	endogène	quantitatif	tous les 15 js	2010 & 2011	X	X				
				nombre de cadres de pollen	endogène	quantitatif	tous les 15 js	2010 & 2011	X	X				
				poils des réserves de miel (hausse)	endogène	quantitatif	2 à 3 fois par an	2010 & 2011	X	X				
				poils des réserves miel + pollen (corps de ruche)	endogène	quantitatif	tous les 15 js	2010 & 2011	X	X				
				nombre de cellules de miel (corps de ruche)	endogène	quantitatif	tous les 15 js	2011	X	X				
				nombre de cellules de pollen (corps de ruche)	endogène	quantitatif	tous les 15 js	2011	X	X	X	X		
				poils des pelotes de pollen (rappes, sur 24 h)	endogène	quantitatif	tous les 7 js	2011	X	X				Concernant les pelotes de pollen initialement pesées une fois par semaine, et afin d'homogénéiser la fréquence des relevés sur un même pas de temps, seule une valeur sur deux a été retenue dans la base de données soumise à l'AFC.
				État sanitaire										
				taux de mortalité à la ruche	endogène	semi-quantitatif	tous les 15 js	2010 & 2011	X	X				
				mortalité hivernale des colonies (nombre de colonies)	endogène	quantitatif	1 fois / an	2011 & 2012	X	X				La mortalité hivernale des colonies n'a pas été intégrée à l'AFC ni à la CAH mais traitée à part.
				présence de maladies	endogène	qualitatif	tous les 15 js	2010 & 2011	X	X				Les maladies observées dans les colonies n'ont pas été intégrées à l'AFC ni à la CAH mais traitées à part.
				dynamique d'occupation de la ruche (état du bâti des cadres: gaufrette, ébré, bâti vide)	endogène	semi-quantitatif	tous les 15 js	2010 & 2011	X	X				
				Phénophases										
				phases du cycle de développement des colonies (P, V, E, EA)	endogène	qualitatif	–	2010 & 2011	X	X				Le cycle de développement des colonies comporte selon Guérinat (2000), environ quatre sous-phases que sont : la période prévernale (P), la période vernale (V), la période estivale (E), et la période estivo-automnale (EA). Ces différentes phénophases ont été intégrées en tant que modalités de la variable temps.
7	ressources nectarifères	Échantillons de miel par site	Stratégies de butinage	nature des taxons butinés	endogène	qualitatif			X	X			X	
				nombre de grains de pollen par taxon	endogène	quantitatif			X	X				Les espèces considérées comme étant uniquement pollinifères n'ont pas été intégrées à l'AFC et à la CAH. Celles-ci ont fait l'objet d'un traitement à part.
				taux de concentration des sucres	endogène	quantitatif	tous les 15 js	2011	X	X	X	X		Seuls les taux de fructose, de glucose, de saccharose, de dissaccharides totaux, de sucres totaux et le rapport fructose / glucose ont été intégrés à l'AFC et à la CAH. La présence d'autres sucres a été traitée à part.
				types de mixtures	endogène	qualitatif			X	X				
8	ressources pollinifères	Pelotes de pollen (récoltées à la		diversité des taxons butinés	endogène	qualitatif	tous les 15 js	2011	X	X			X	
				nombre de grains de pollen par taxon	endogène	quantitatif	tous les 15 js	2011	X	X	X	X		

Tableau 10 : Organisation des matrices de données et nature des traitements statistiques effectués

Afin de dégager les éléments structurant de l'information et d'étudier les corrélations entre contexte paysager et dynamique des colonies, différents types de traitements statistiques univariés, bivariés et multivariés ont été appliqués à ces mêmes bases de données. Toutefois, avant de préciser la nature des traitements mis en œuvre, et au vu de la multiplicité des échelles spatio-temporelles mobilisées pour la collecte des données endogènes et exogènes, il nous a semblé nécessaire de préciser celles retenues pour l'analyse.

2.4.2.2. Dimensions temporelles et spatiales retenues pour l'analyse des données

- **Dimensions temporelles**

Selon leur nature, les variables ont été collectées à différentes échelles temporelles emboîtées : toutes les 5 minutes, de façon hebdomadaire, tous les 15 jours et ou annuellement. L'objectif central de cette recherche consistant à étudier l'impact du paysage sur l'évolution spatio-temporelle des traits d'histoire de vie des colonies, nous avons choisi autant que possible de baser l'analyse des données sur les phases du cycle de développement des colonies (Requier, 2013 ; Odoux *et al.*, 2014 ; Russel *et al.*, 2013). Guerriat (2000) en distingue quatre dont les caractéristiques ont été précisées au chapitre 1, à savoir : la phase prévernale, vernale, estivale et estivo-automnale. Leurs limites temporelles pouvant varier d'une région à l'autre, nous avons choisi de les adapter à notre terrain d'étude. Pour ce faire nous nous sommes basés sur la courbe d'évolution du poids moyen des réserves situées dans le corps des 42 colonies suivies et avons identifié les différents cycles pour 2010 puis pour 2011 (Figure 57 – points a, b, c, d). De plus, l'étroite corrélation entre la dynamique de la végétation et le cycle de développement des colonies nous a permis d'appréhender l'ensemble des données, qu'elles soient liées au paysage ou aux colonies, sur cette même échelle temporelle.

Toutefois l'évolution des données au sein d'une même phénophase pouvant fortement varier, nous avons choisi, parallèlement à cette première approche, d'appréhender systématiquement les données sur un pas de temps de 15 jours afin de ne pas masquer de phénomène particulier (Tableau 11). 15 jours représentant la plus petite fréquence d'observation commune à un maximum de variables. Une

attention particulière a été portée à la première période de disette (liée à la fin de la floraison du colza) observée des semaines 19 à 25 en 2010 et 20 à 24 en 2011.

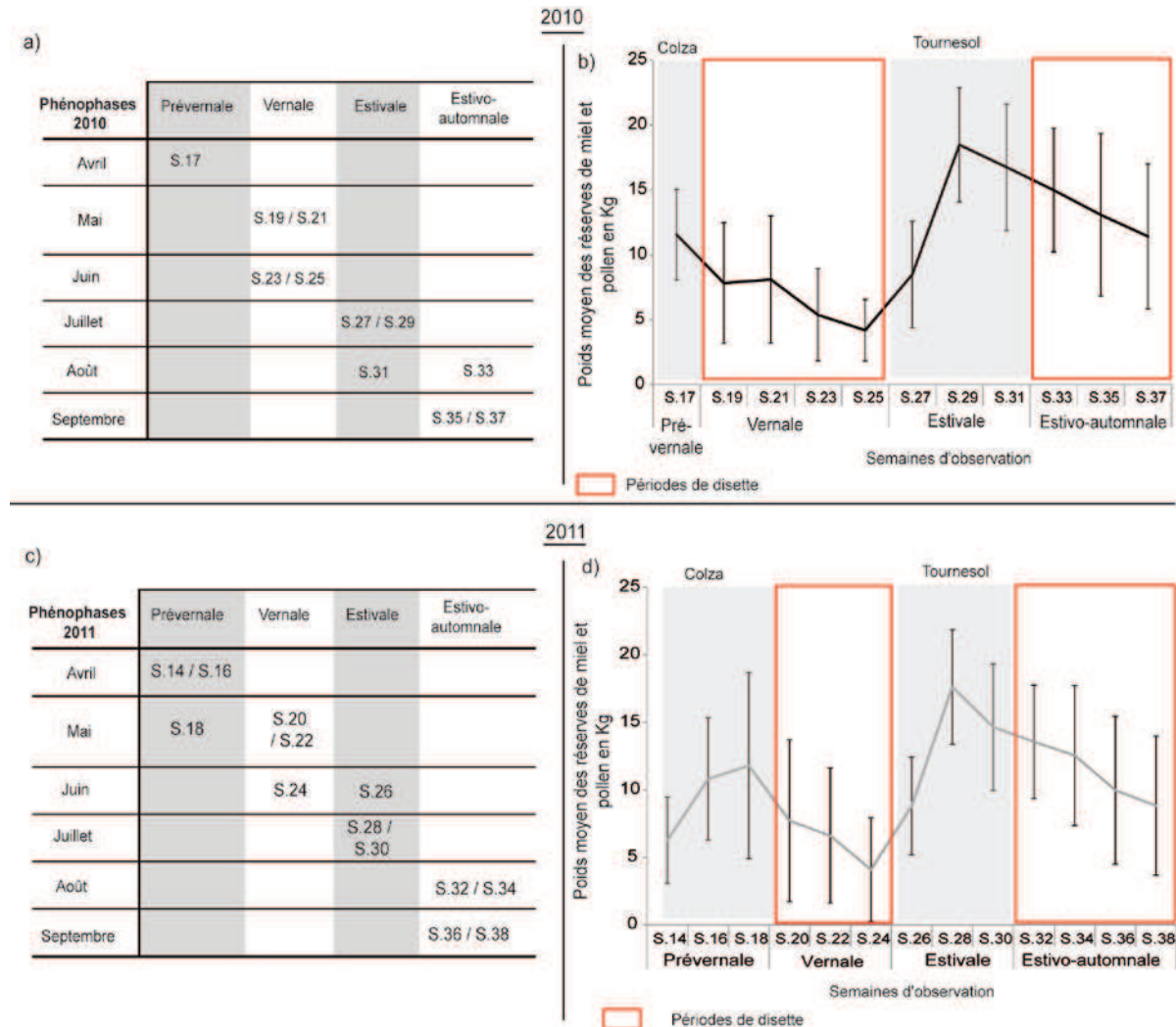


Figure 57 : Délimitation des phénophases en fonction de la courbe d'évolution du poids moyen des réserves situées dans le corps des ruches

Certaines variables ont également été appréhendées à l'échelle mensuelle afin de faciliter le travail d'analyse et d'interprétation, voire annuelle (métriques paysagères, relevés de végétation etc.). Les informations collectées ne permettant pas d'obtenir d'avantage de précisions (Tableau 11).

Les données communes à 2010 et 2011 ont été traitées séparément à l'inverse de l'approche proposée par Requier (2013) et Odoux *et al.* (2014). Le faible nombre d'années d'observations (deux au total), nous a conduit à adopter une démarche comparative afin de voir dans quelles mesures le contexte paysager semble

impacter la dynamique des colonies, et en quoi ces effets tendent à se répéter ou pas, d'une année sur l'autre.

N° des matrices	Nature des matrices	Echelles temporelles d'analyse			
		15 jours	mois	phénophases	année
1	occupation du sol	–	–	–	X
2	relevés de végétation	–	–	–	X
3	phénologie des floraisons	X	X	X	–
4	Potentiel de Production de Miel	X	X	X	X
5	Données climatiques	X	X	X	X
6	Dynamique démographique des colonies	X	X	X	X
7	Ressources nectarifères butinées	X	X	X	X
8	Ressources pollinifères butinées	X	X	X	X
1+2+3	occupation du sol + relevés de végétation + phénologie des floraisons	X	X	X	–

Tableau 11 : Échelles temporelles d'analyse retenues pour chacune des matrices

• Dimensions spatiales

D'un point de vue spatial, la collecte des données a été appréhendée selon quatre échelles distinctes mais néanmoins emboîtées: la station de relevé de végétation ou placette, le type de poste d'occupation du sol, le site, la catégorie de site (fermé, semi-ouvert, ouvert). Seules trois d'entre elles ont été retenues pour l'analyse des données d'un point de vue statistique et spatial : le type de poste d'occupation du sol ou la classe ; le site ou la mosaïque paysagère ; la catégorie de site (tableau 9). L'échelle de la station ne présentant pas d'intérêt spécifique du point de vue de l'abeille, celle-ci n'a pas été considérée.

Concernant la mosaïque paysagère, le calcul des indicateurs spatiaux a été réalisé à l'échelle de l'ensemble de la mosaïque, puis comme nous avons pu le voir précédemment, à différentes distances des ruchers, par le biais de disques et d'anneaux concentriques, emboîtés, au nombre de sept (Tableau 12). Le choix d'une telle méthode d'analyse est lié à l'importante variabilité des distances

pouvant être parcourues par les butineuses au regard de la localisation des zones ressources, du degré d'attractivité de ces zones, des conditions climatiques locales, de la saison etc. Une telle variabilité impliquant nécessairement une connaissance approfondie du contexte paysager, à différentes distances du rucher comme l'indique le tableau 10 (Visscher et Seeley, 1982 ; Knaffl 1953 ; Steffan-Dewenter *et al.*, 2002 ; Steffan-Dewenter et Kuhn, 2003).

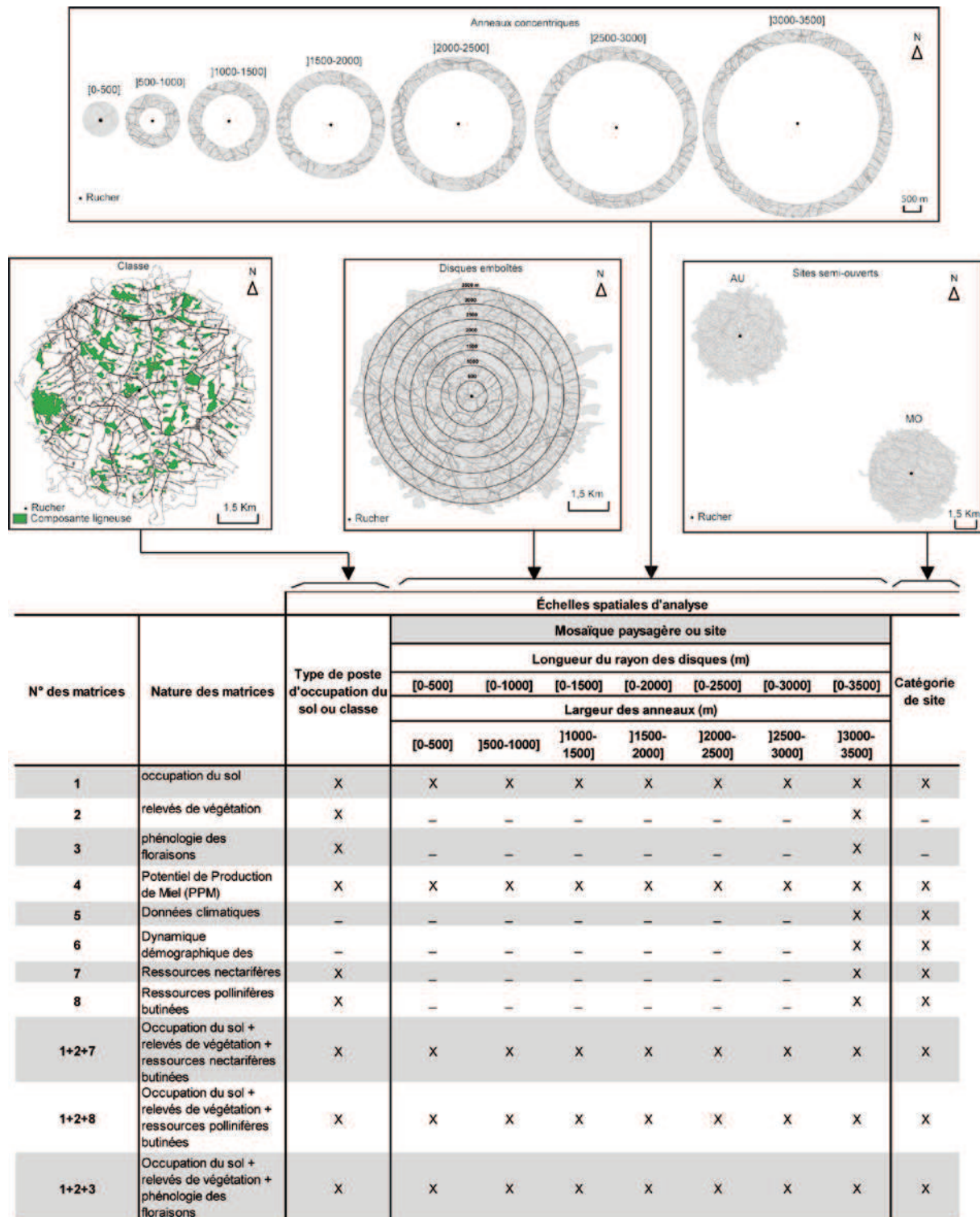


Tableau 12 : Échelles spatiales d'analyse retenues pour chacune des matrices

2.4.2.3. Méthodes de traitement statistique des données

Les traitements statistiques appliqués aux différentes matrices de données sont de trois types : univariés, bivariés et multivariés. L'approche développée dans cette thèse étant de nature purement descriptive, aucune hypothèse n'a été faite quant à

la nature de la distribution des données ce qui explique le choix de tests statistiques non paramétriques pour les traitements bivariés, et d'une méthode factorielle pour la phase d'analyses multivariées.

- **L'analyse statistique descriptive univariée ou la recherche de tendances générales**

L'analyse statistique univariée nous a conduits à étudier la distribution des données afin d'exclure les valeurs extrêmes ou aberrantes, et à réaliser un important travail de synthèse afin de dégager les premières grandes tendances.

L'analyse de la distribution des données a été appréhendée variable par variable et individu par individu, pour chacune des matrices présentée en amont (Tableau 10). Des boîtes à moustaches ou boîtes de Tukey ont été réalisées pour l'étude des variables quantitatives. Les paramètres de position (minimum, maximum, quantile d'ordre k , moyenne, médiane etc.), d'étendue (écart interquartile, écart moyen, variance etc.) et de forme (coefficient d'asymétrie etc.) ont été systématiquement calculés (Hamon et Jégou, 2008 ; Pagès, 2010 ; Vidal, 2010). Les variables qualitatives ont été représentées à l'aide de diagrammes en bâton, reflétant le nombre d'occurrences par modalité.

Dans un second temps, chaque variable a fait l'objet d'une synthèse en fonction de différentes échelles spatio-temporelles : par site et par mois, par site et par phénophase, par site et par an, par catégorie de site et par mois, par catégorie de site et par phénophase, par catégorie de site et par an. À chacune de ces étapes, un nouveau tableau a été constitué. Des boîtes de Tukey nous ont à nouveau permis de synthétiser les données de nature quantitative. Parallèlement, les paramètres de position et d'étendu ont été calculés. Des diagrammes circulaires et en bâton (occurrence par modalité) ont été réalisés pour les variables qualitatives.

Enfin, dans le but de rendre plus visible la distribution et la répartition des données liées à chacune des variables - objet même de la géographie – une première forme de représentation spatiale des valeurs a été réalisée à l'aide des logiciels Philcarto ® (version 5.50) et ArcMap ® (ESRI France, version 10.2.2), lorsque cela s'avérait possible.

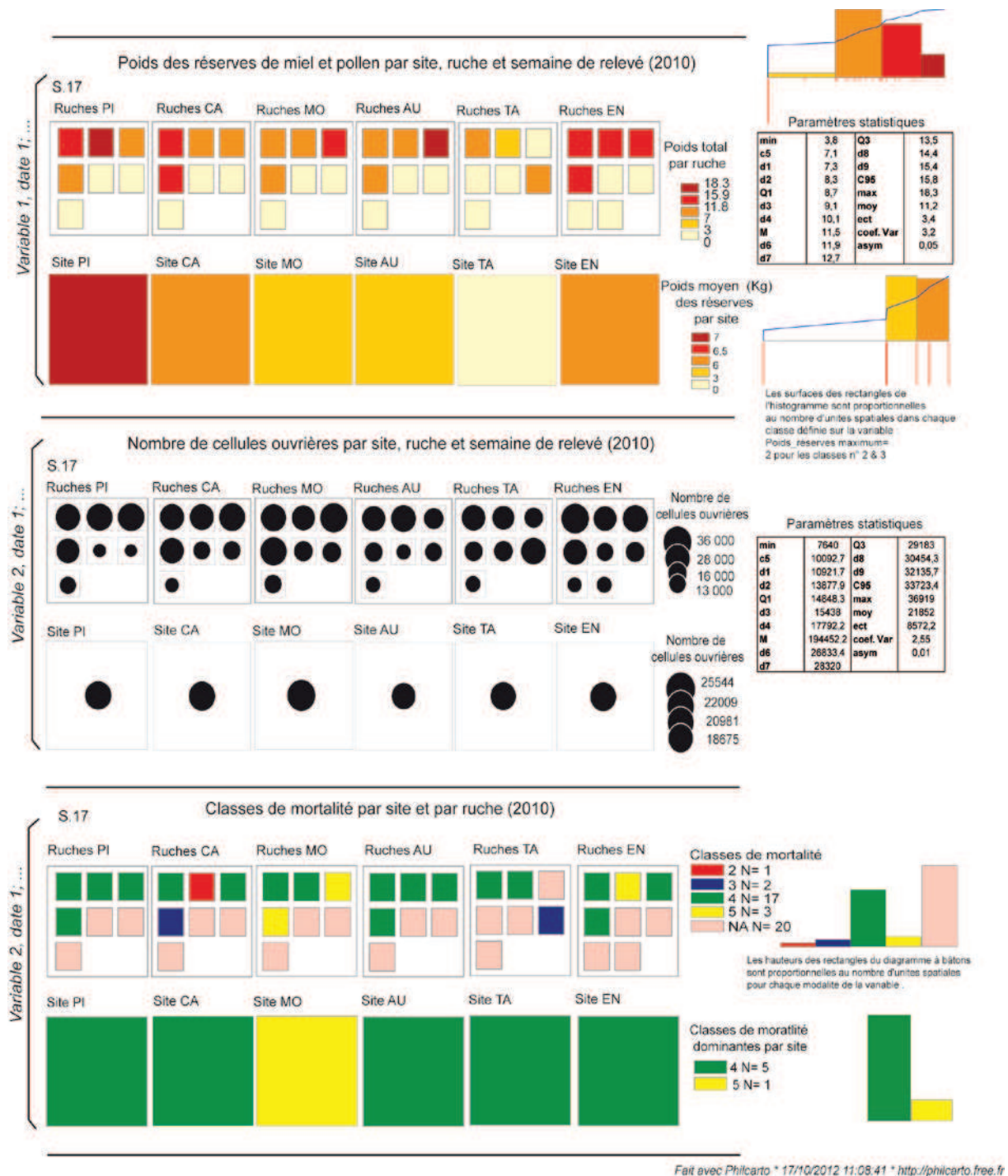


Figure 58 : Cartographie statistique de trois variables liées à l'étude des THV des colonies

Ainsi, les valeurs des variables issues de la matrice n°6 (dynamique démographique des colonies) ont été représentées aux différentes dates d'observation, par le biais de carrés fixes (espaces théoriques) symbolisant les ruches et les sites (Figure 58). Après seuillage des valeurs (méthode Q6 sous Philcarto ®), des plages de couleurs apparentées à des cartes choroplètes nous ont permis de représenter les données catégorielles ou continues. Des cercles

proportionnels aux valeurs statistiques, ont permis de représenter les données de contingence (Laffly *et al.*, non publié).

Concernant les variables issues de la matrice n°2 (relevés de végétation), l'indice d'abondance-dominance de Braun-Blanquet a été représenté à l'aide de cercles proportionnels pour les espèces les plus fréquentes tel *Hedera helix* (Figure 59).

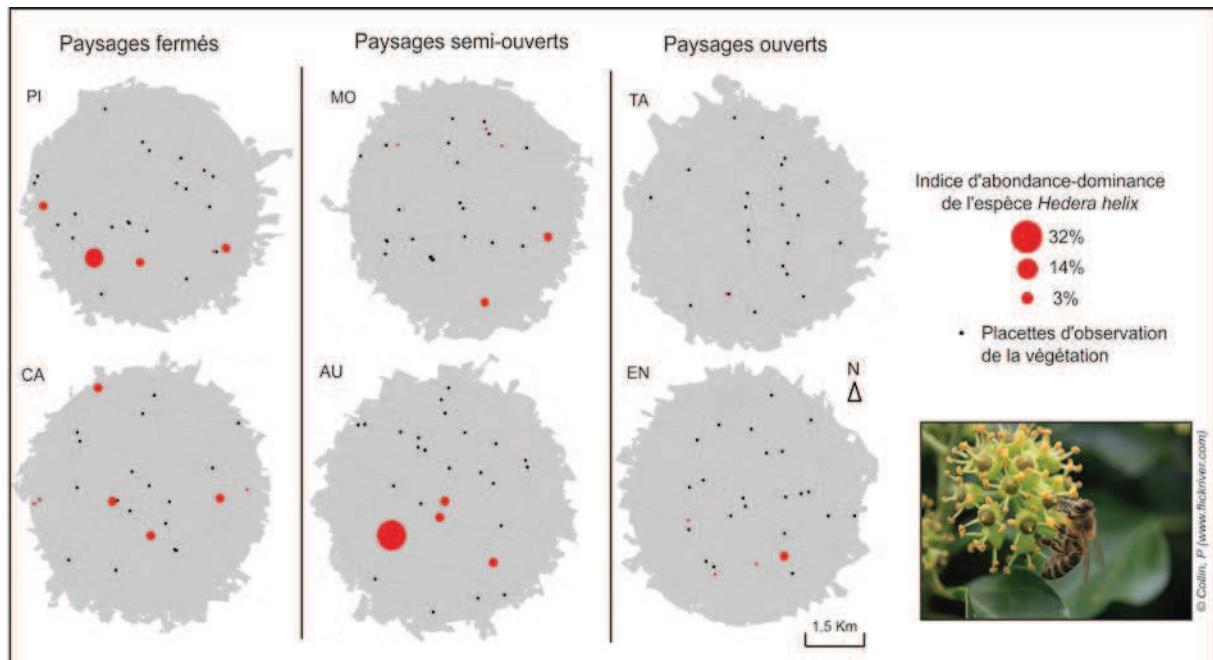


Figure 59 : Répartition spatiale de *Hedera helix* sur les six sites d'étude (d'après 150 relevés)

À l'issue de cette première phase d'analyse exploratoire, nous avons pu :

- éliminer les valeurs aberrantes ou extrêmes quelle que soit la matrice considérée ;
- valider la pertinence du choix des sites après quantification des surfaces de ligneux (validation du gradient de présence de ligneux) et vérification de l'homogénéité des conditions climatiques (à l'aide des thermomètres enregistreurs USB) ;
- identifier les différentes phases de développement des colonies et de la végétation au cours des deux années (phénophases) ;
- faire le constat d'une forte variabilité inter-sites dans le choix des ressources pollinifères et nectarifères mobilisées tout au long de la saison

par les colonies, et inter et intra sites pour leur dynamique démographique ;

- appréhender les principales ressources floristiques disponibles tout au long de la saison en contexte paysager gersoïse.

Ces premiers résultats nous ont permis de confirmer la pertinence de la problématique posée ainsi que les méthodes de collecte d'informations mises en œuvre. Toutefois la multiplicité des variables et la complexité de leurs relations nécessitaient pour faire ressortir les structures fortes de l'organisation des données, la mise en place d'une nouvelle phase de traitements, fondée sur les méthodes d'analyses statistiques multivariées.

- **L'analyse exploratoire multivariée : à la recherche de structures fortes**

L'AFC

Une large diversité d'approches multivariées existe actuellement : régression multiple, Analyse Factorielle en Composante Principale (ACP), Analyse factorielle Discriminante (AD) etc. Parmi celles-ci, l'Analyse Factorielle des Correspondances a été privilégiée car plus adaptée à la nature des données collectées et à l'objectif recherché. Elle « *vise à rassembler en un nombre réduit de dimensions, la plus grande partie de l'information initiale, en s'attachant non pas aux valeurs absolues mais aux correspondances entre les variables, c'est-à-dire aux valeurs relatives* » (Laffly, non publié). Parmi ses nombreux avantages, celui de l'équivalence distributionnelle est important à souligner. Ainsi, à l'inverse de l'ACP, l'AFC permet une représentation simultanée des variables et des individus dans le même espace mathématique. La proximité versus l'éloignement entre les points est riche de sens. Deux points individus proches reflèteront des caractéristiques communes quant aux variables qui les définissent ; deux points variables proches qualifieront les mêmes individus ; un point individu sera situé à proximité d'un point variable s'il est fortement lié à celui-ci, et inversement, (Moreau, 2005 ; Husson *et al.*, 2009). Parallèlement, nous avons tenté de coupler à l'analyse multifactorielle, une méthode de Classification Ascendante Hiérarchique ou CAH, complémentaire à l'AFC. Celle-ci consiste, comme nous le verrons ultérieurement, à regrouper entre eux par un

algorithme de classification, les individus ayant un « comportement » similaire sur un ensemble de variables, soit *in fine*, à générer « *une typologie des individus basée sur la notion de ressemblance* » (Escofier et Pagès, 1998).

Toutefois, afin de maximiser la pertinence et l'efficacité d'une telle méthode, une phase préparatoire impliquant le choix des variables à retenir, ainsi que l'élimination des valeurs extrêmes et aberrantes (occurrences trop faibles *versus* trop importantes pour être discriminantes) s'est imposé. Cette première étape a été réalisée par le biais de traitements statistiques univariés et bivariés. Le détail des variables retenues est précisé au Tableau 10. Les variables voire les modalités de variables non prises en compte ont été appréhendées parallèlement aux AFC et CAH.

Chacune des matrices de données, concernée par les analyses multivariées, associe dans un tableau de contingence, des variables qualitatives et quantitatives. Afin d'homogénéiser l'ensemble et de permettre les traitements, un codage sous forme discrète (0 / 1) ou codage disjonctif complet a été réalisé (Figure 60 - point 3), après que les valeurs des variables aient été réparties par classe. De 2 à 8 classes ont ainsi été retenues (Figure 60 - point 2).

- Pour celles de nature quantitative ou semi-quantitative, les données ont été discrétisées en n classes. Les bornes de classes ont été définies selon la distribution des valeurs liées à chacune des variables. La majorité d'entre elles faisant l'objet d'une distribution asymétrique, la méthode de discrétisation par classes standardisées impliquant un découpage de la série statistique en x quantiles de même effectif a été appliquée. Bien que cette méthode induise une perte d'informations quant à la distribution des données, elle facilite la comparaison entre les différentes séries statistiques mobilisées (Fortunel, non daté).
- Concernant les variables qualitatives ordinales et nominales, autant de modalités ont été retenues qu'il y avait de classes d'observation. Certaines fusions de classes (logiques) ont parfois été réalisées afin de regrouper et synthétiser l'information. Une information trop détaillée ne permettant pas de faire clairement émerger les variables ou les éléments structurant du jeu de données.

Une fois le tableau disjonctif complet soumis à l'AFC, plusieurs sorties graphiques peuvent être générées afin de représenter les points liés aux modalités des différentes variables et individus dans l'espace factoriel ou espace euclidien. (Figure 61 - point 2). Cette forme de représentation aide à donner du sens aux axes et à identifier les éléments structurants de l'information. Dans le cadre de cette recherche, seuls les trois premiers axes ont été systématiquement considérés.

Enfin, les individus et / ou les variables peuvent être introduits comme paramètres supplémentaires dans les représentations graphiques des résultats afin d'enrichir l'interprétation des axes. Ils n'interviennent dès lors plus dans la construction des axes (Husson *et al.*, 2009), (Figure 61 - point 2b). Cette approche a été utilisée pour la matrice de données liée aux relevés de végétation afin d'évaluer l'impact des variables environnementales sur l'organisation des autres variables et individus.

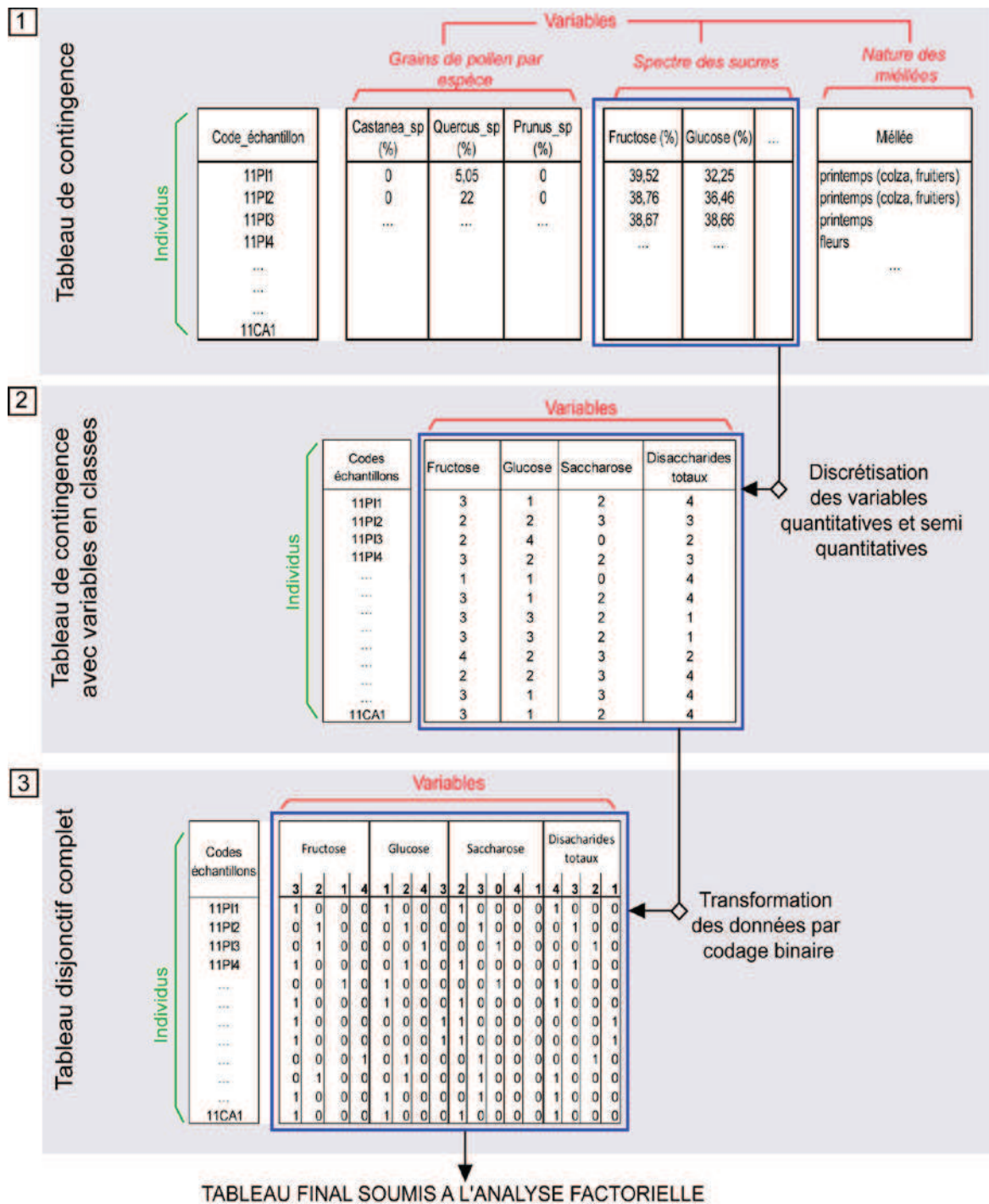


Figure 60 : Méthode de codage booléen d'un tableau de contingence (adapté d'après Moreau, 2005).

La CAH

De façon générale, l'AFC est souvent associée à une Classification Ascendante Hiérarchique dite indicée. Cette classification permet un regroupement des individus par classe. Basée sur une méthode itérative, elle rassemble prioritairement les objets ou individus les plus semblables pour finir par les

groupes eux-mêmes. Pour ce faire, l'algorithme de Ward ou méthode des moments d'ordre 2 est fréquemment utilisé. Il correspond à l'approche que nous avons choisi de retenir. Il favorise une forte homogénéité intra-classe, des individus et une forte variabilité interclasse (Husson *et al.*, 2009 ; Escofier et Pagès, 1998). L'inertie intra-classe est basée sur la mesure de l'écart entre chaque point et le centre de gravité de la classe à laquelle il appartient. L'inertie interclasse est fondée sur l'écart entre le centre de gravité de chacune des classes et le centre de gravité général (Husson *et al.*, *op. cit.*).

Cette méthode de classification permet d'obtenir un arbre hiérarchique ou dendrogramme ascendant, associé à une table des distances. Le nombre de classes est généralement arrêté au premier point d'inflexion de la courbe des distances d'agrégation (Figure 61 - point 5). La base du dendrogramme est constituée de petites classes comprenant un faible nombre d'individus très semblables, à partir desquelles sont construites des classes de moins en moins homogènes jusqu'à intégrer l'ensemble de la population. Deux individus sont considérés d'autant plus ressemblants *«que, pour aller de l'un à l'autre, il n'est pas nécessaire de monter haut dans l'arbre »* (Husson *et al.*, *op. cit.*). Les proximités latérales entre les objets n'étant pas porteuses de sens. Le seuillage de l'arbre des distances permet d'obtenir une matrice des individus classés (Figure 61 - point 6). Intégrée au tableau disjonctif complet, cette matrice permet de dresser des profils thématiques par classe, (Figure 61 - point 7), (Moreau, 2005). Autrement dit, pour chacune d'entre elles, nous avons connaissance du nombre total et du type d'individus concernés, de la nature des variables qui les caractérisent et du nombre total d'individus par modalité. *In fine*, l'interprétation des différents profils de classes permet une spécification de la typologie établie et une meilleure compréhension de la structuration globale des données.

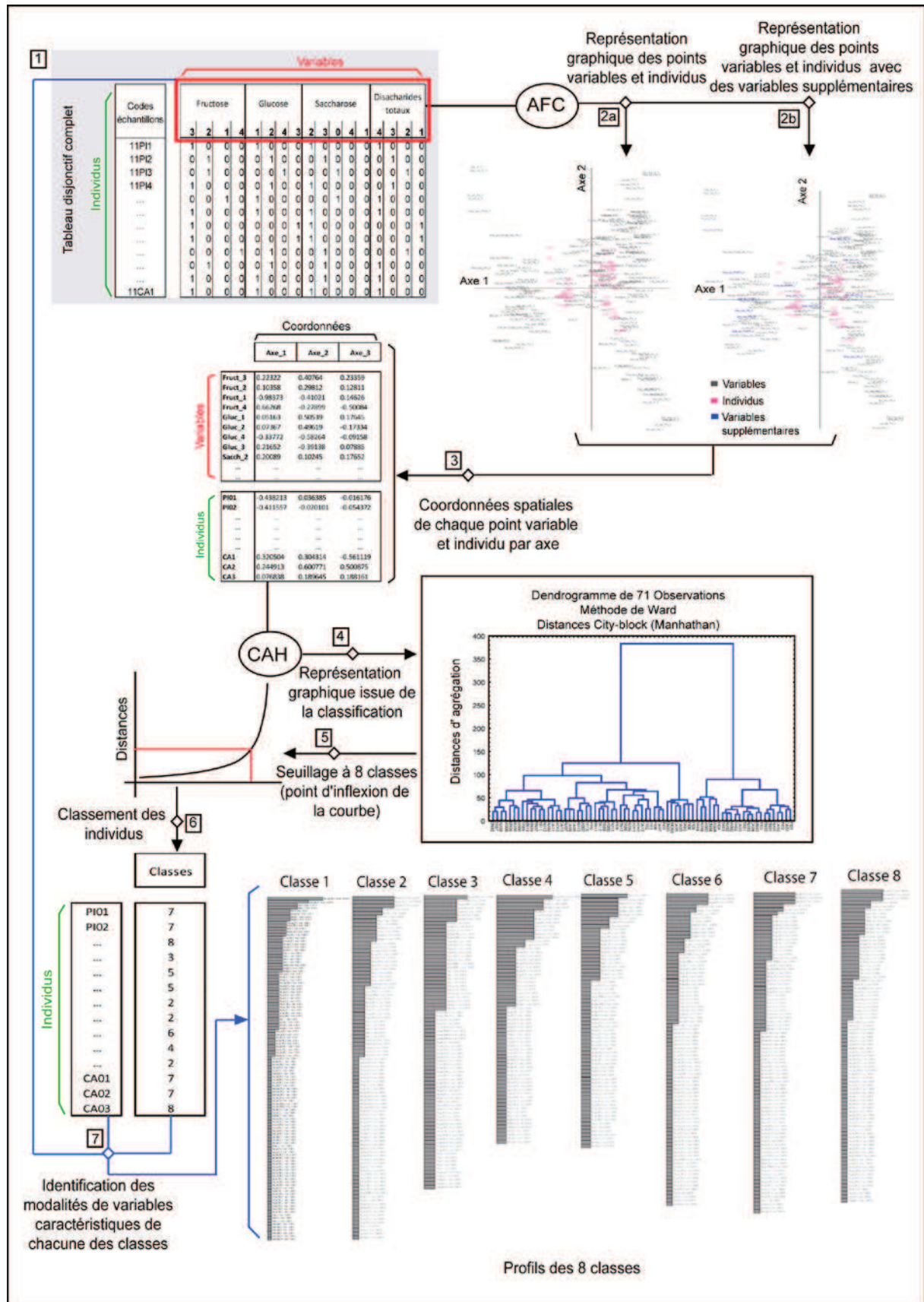


Figure 61 : Méthodes d'analyses multivariées (adapté d'après Moreau, 2005)

Dans le cadre de cette recherche, AFC et CAH ont été mobilisées pour l'analyse de quatre des huit matrices de données préalablement constituées et présentées dans le Tableau 10. Celles pour lesquelles les données ont été collectées durant deux années successives (matrice n°6 : dynamique démographique des colonies), une AFC couplée à une CAH a été réalisée pour chacune des années appréhendée séparément. De plus, certaines variables n'ayant été observées qu'en 2011 et non en 2010, nous avons fait le choix de réaliser deux types de traitements multivariés, l'un prenant en compte uniquement les variables collectées en 2011, l'autre ne considérant que les variables communes à 2010 et 2011. Concernant les données paysagères liées à la matrice n° 1, le faible nombre de sites au regard de la diversité des variables retenues ne nous a pas permis de réaliser d'ACP ou AFC. Enfin, concernant l'approche paysagère (matrice n°1), la spatialisation des informations issues du Registre Parcellaire Graphique ne nous ayant pas permis de localiser les informations liées aux cultures à l'échelle de la parcelle mais seulement à l'échelle de l'ilot, une CAH a été appliquée à ces derniers afin de définir des profils d'ilots permettant par la suite une meilleure gestion des données, comme précisé en amont. Cette classification a été appliquée sur la base de deux variables : la nature des cultures et leurs surfaces respectives exprimées en hectares ; les individus correspondant alors aux différents ilots.

Apports et limites des méthodes d'analyses multivariées mobilisées

In fine, l'Analyse Factorielle des Correspondances couplée à une méthode de classification permet selon Husson *et al.* (2009), « de réaliser une synthèse des informations à partir de tableaux complexes [...], les axes [mettant] en évidence aussi bien des cas particuliers [...] que des phénomènes plus globaux. Elle fournit donc une visualisation des données [...] et suggère des interprétations [...] mais ne [permet pas] de les démontrer ». Approfondir le lien entre variables ou appréhender plus finement la différence entre groupes d'individus implique la mise en œuvre de tests statistiques complémentaires. N'étant pas spécialistes des statistiques, nous avons privilégié des tests bivariés relativement simples d'accès, permettant malgré tout d'apporter des réponses intéressantes au regard de notre problématique, voire d'approfondir certains aspects particuliers tel qu'explicité ci-dessous.

- **L'analyse statistique bivariée ou la recherche de tendances significatives**

Les analyses bivariées consistent à vérifier s'il existe un lien entre deux variables et si oui, à mesurer [la] forme et [l'] intensité [de ce lien à l'aide de méthodes descriptives ou probabilistes] (Laffly, 2005). Dans notre cas, ces analyses de type probabilistes s'inscrivent en complément des approches statistiques descriptives univariées et multivariées. Pour ce faire, trois tests d'hypothèses bilatéraux non paramétriques ou libres de distribution ont été mobilisés. Ce choix s'est appuyé sur la réalisation au préalable des tests de normalité de Kolmogorov-Smirnov et d'homoscédasticité ou homogénéité des variances de Brown-Forsythe dont nous ne détaillons pas les approches, largement explicitées dans la littérature scientifique (Ancelle, 2012 ; Vidal, 2010 ; Hamon et Jégou, 2008). Les tests qui ont été mobilisés, hormis ceux précédemment énoncés concernent :

- le test de corrélation par rang de Spearman, alternative non paramétrique au test de Person. Il permet de calculer la probabilité de l'existence d'une liaison entre deux variables, non pas à partir des valeurs numériques issues des échantillons représentatifs des populations étudiées mais du rang associé à chaque valeur suite à leur classement par ordre croissant (Vidal, 2010 ; Ancelle, *op.cit.*). Il vise à tester l'hypothèse nulle H_0 selon laquelle il n'existe pas de corrélation des rangs, soit, $H_0 : \rho = 0$, où ρ est le coefficient de corrélation. L'hypothèse alternative H_1 signifie à l'inverse qu'il existe une corrélation, soit $H_1 : \rho \neq 0$. Le calcul de la statistique ρ est défini par :

$$\rho = 1 - \frac{6 \sum D^2}{n(n^2 - 1)}$$

n est égal à la taille de l'échantillon et $\sum D^2$ correspond à la somme des différences au carré.

- le test de Kruskal-Wallis, alternative non-paramétrique à l'analyse de variance inter-groupe à un facteur ou ANOVA d'ordre un, basé sur une

approche par rang (Ancelle, *op. cit*). Il est utilisé pour comparer les rangs moyens d'au moins trois échantillons et tester l'hypothèse nulle H_0 selon laquelle les différents échantillons k à comparer sont issus de la même distribution ou de distributions de même médiane. Ainsi, si l'on désigne M_i le paramètre de position de l'échantillon i , et si l'hypothèse nulle est vérifiée, alors $H_0 : M_1 = M_2 = \dots = M_k$. L'hypothèse alternative H_1 signifiant à l'inverse qu'il existe au moins un couple (i, j) tel que $M_i \neq M_j$. Le calcul de la statistique K est défini par :

$$K = \frac{12}{N(N+1)} \sum_{i=1}^k \frac{R_i^2}{n_i} - 3(N+1)$$

N est égal au nombre total d'observations ou somme des n_i ; k est égal au nombre d'échantillons ; n_i correspond au nombre d'observations dans le $i^{\text{ème}}$ échantillon ; et R_i renvoie à la somme des rangs pour l'échantillon i parmi l'ensemble des échantillons.

- Le test U de Mann-Whitney est utilisé pour comparer deux échantillons μ_a et μ_b indépendants et de petite taille (10 observations ou individus à minima). Il repose comme le test de Kruskal-Wallis, non pas sur les valeurs numériques des mesures mais sur les rangs attribués suite au classement des valeurs par ordre croissant. Il teste l'hypothèse nulle H_0 selon laquelle les deux échantillons μ_a et μ_b sont issus de la même distribution. Si l'hypothèse nulle H_0 est vérifiée, alors les distributions des deux séries sont superposées et $\mu_a = \mu_b$. L'hypothèse alternative H_1 signifie à l'inverse que les distributions des deux échantillons sont décalées telles que $\mu_a \neq \mu_b$.

In fine, le test R de Spearman nous a permis d'étudier les corrélations entre les variables paysagères (matrices 1 à 5) et les variables liées aux THV des colonies (matrices 6 à 8), à différentes distances du rucher (Tableau 12). Le test de Kruskal-Wallis a été mobilisé afin d'analyser la variabilité inter-sites, inter-

catégories de sites quel que soit le type variable considéré dans notre jeu de données. Enfin, le test U de Mann-Whitney a été mobilisé pour appréhender la variabilité observée entre les sites de même catégorie.

Pour mieux asseoir les résultats, ces tests statistiques permettent dans le cas d'une différence observée entre deux variables ou groupes, de calculer la probabilité pour laquelle cette relation est possiblement le fait d'une coïncidence. Cette probabilité appelée valeur- p (p -value) permet ainsi de quantifier le risque de faire une erreur de première espèce α , si le choix final est de conclure en l'existence d'une différence entre les deux variables ou groupes considérés. Une telle conclusion n'est valable que si le risque de se tromper est suffisamment faible. Classiquement, il a été convenu que le risque acceptable d'erreur α est de 5 % ou 0,05 (Vidal, 2010 ; Ancelle, 2012). Dans le cas d'une différence observée, le choix de conclure en ce sens peut-être fait uniquement si le risque de se tromper reste inférieur à 5 %, autrement dit que si la valeur de p donnée par le test est inférieure ou égale au seuil de 5 %. Si $p \leq 5 \%$ la différence est alors dite « statistiquement significative ». On rejette l'hypothèse nulle H_0 en faveur de l'hypothèse alternative H_1 . Si $p \geq 5 \%$ la différence n'est pas considérée comme « statistiquement significative », ce qui ne signifie pas pour autant une absence de lien. On rejette l'hypothèse alternative H_1 en faveur de l'hypothèse nulle H_0 . Toutefois dans ce second cas, il n'est pas possible de tirer d'avantage de conclusion.

Dans notre cas ces tests ont été réalisés à l'aide du logiciel de statistique Statistica ® (version 7.1). Leur choix s'est appuyé sur plusieurs travaux scientifiques portant sur l'étude des interactions entre le paysage et les pollinisateurs (Steffan-Dewenter et Kuhn, 2003 ; Requier, 2013 ; Person, 2011).

Conclusion

À travers ce deuxième chapitre, nous avons pu voir toute la complexité de l'approche méthodologique qu'implique l'étude des interactions entre l'abeille et le paysage. La collecte des données endogènes a notamment nécessité la mise en œuvre de stratégies d'échantillonnage différenciées selon la précision de l'information recherchée, ainsi que des méthodes de prélèvements et de traitements statistiques spécifiques. Cette complexité ne nous a pas permis de multiplier davantage le nombre de sites d'étude. Malgré tout, l'approche méthodologique développée nous a permis d'apporter des éléments de compréhension quant à l'influence du contexte paysager et en particulier de la composante ligneuse, sur l'évolution des THV des colonies. La compréhension de ces interactions s'imposant d'ailleurs comme un prérequis indispensable à une tentative de généralisation de l'information à plus grande échelle spatiale, par le biais de modèles probabilistes tel que le modèle bayésien (Laffly, 2005 ; Moreau, 2005 ; Brossard, 1991 ; Brossard et Wieber, 2008). La généralisation de l'information faisant d'avantage l'objet du projet post-doctoral.

Enfin, il importe de souligner que l'analyse des interactions entre l'abeille et le paysage a nécessité la mise en œuvre de traitements de données à deux niveaux comme l'indique la figure 28. Dans un premier temps, chacune des matrices a été appréhendée de façon isolée afin de faire ressortir les éléments structurant de l'information et de caractériser les phénomènes observés. Dans un second temps, les matrices ont été mises en relation par le biais de tests statistiques afin d'analyser les degrés de liaison entre les données *in situ*, puis entre les données *in situ* et celles relatives au *continuum* spatial de nature exogène (Figure 62). Ces dernières ont alors été intégrées en complément des observations menées *in situ*, comme des variables explicatives de l'adaptation des THV des colonies aux différents contextes paysagers étudiés. Enfin, appréhendées sous forme d'images, les données exogènes nous ont également permis de cartographier les variations spatiales observées ponctuellement voire de façon plus couvrante à l'échelle des sites.

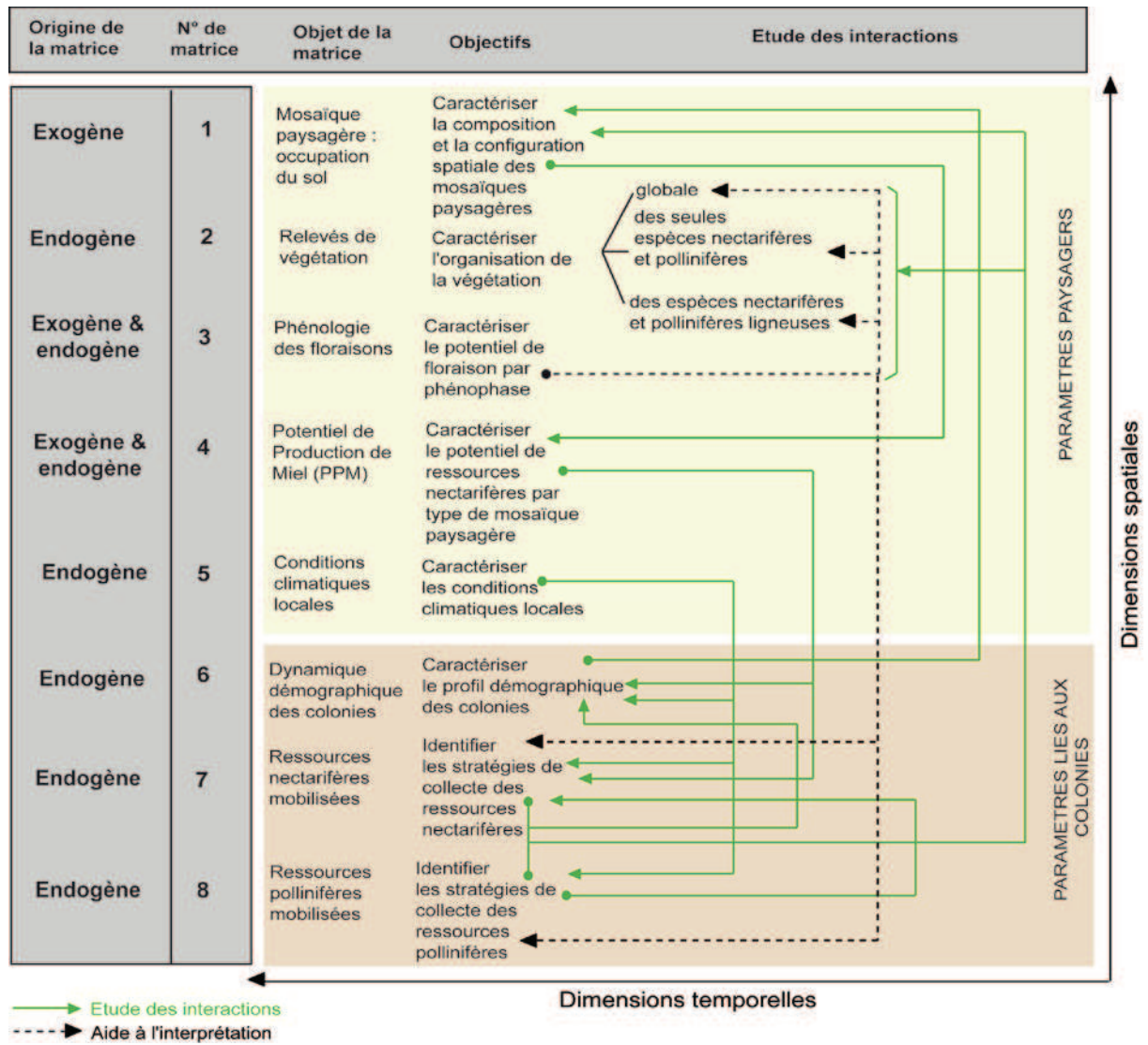


Figure 62 : Approche globale de l'analyse des données

Conclusion de la première partie

L'effondrement des populations de pollinisateurs est révélateur du dysfonctionnement des paysages agricoles, de l'érosion de l'agrobiodiversité et de la difficulté à maintenir les services écosystémiques. Le cas de l'abeille domestique, espèce bioindicatrice emblématique, est particulièrement symptomatique (Kevan, 1999). Polylectique, elle interagit avec de multiples composantes paysagères par le biais de la mobilisation d'un panel de ressources nectarifères et pollinifères, également nécessaires à la survie d'espèces plus spécialistes et moins mobiles (Requier, 2013 ; Odoux *et al.*, 2012). Bien qu'indispensable au bon fonctionnement de nombreux écosystèmes, l'abeille domestique connaît depuis plusieurs années, un important déclin (VanEngelsdorp *et al.*, 2008 ; VanEngelsdorp *et al.*, 2010).

Parmi les causes d'effondrement évoquées, la qualité des paysages agricoles appréhendée en termes de disponibilité spatio-temporelle des ressources nectarifères et pollinifères est encore peu étudiée, notamment en ce qui concerne le rôle spécifique de la composante ligneuse. Cette composante semble pourtant présenter divers intérêts tant du point de vue du maintien de la biodiversité, qu'en termes agronomiques (Lemieux, 1990 ; Burel, 1991 ; Sarthou *et al.*, 2005). Il s'avère donc pertinent de questionner son potentiel en termes d'apports en ressources trophiques notamment lors des périodes de disette, et de voir dans quelles mesures elle permet une amélioration de l'évolution des THV des colonies en milieu agricole voire une meilleure résilience de celles-ci. Le département du Gers a été retenu pour la mise en place de notre démarche expérimentale. Inégalement soumis au remembrement et au processus de simplification des paysages, ce dernier offre un gradient de présence de ligneux ainsi que différents niveaux de fermeture *versus* ouverture du paysage, adaptés aux enjeux de notre recherche.

Enfin, la méthodologie développée s'inscrit dans le cadre d'une approche éminemment géographique faisant tout de même appel sur certains aspects à de la transdisciplinarité. Le caractère géographique et l'approche paysagère développés permettent d'une part d'assurer le lien entre les observations détaillées endogènes, réalisées *in situ*, et les données exogènes moins précises

mais inscrites dans un *continuum* spatial ; d'autre part, de placer la question de la localisation au cœur du processus de réflexion. La mise en œuvre de cette démarche est avérée mais trouve ses limites quant aux moyens matériels et humains qu'elle nécessite.

Partie 2 – Analyse paysagère des zones de ressources trophiques



Introduction de la deuxième partie

Selon Merriam (1984 *in* Burel et Baudry, 2006) « *l'ensemble des éléments du paysage utilisés par une espèce au cours de son cycle de vie définit ce que l'on appelle une unité fonctionnelle. Pour les espèces multi-habitats [comme l'abeille domestique], elle prend en compte l'hétérogénéité de la mosaïque paysagère. [...]. La survie des individus ou des populations, selon les cas, dépend de l'intégrité de [cette] unité fonctionnelle, mesurée par la connectivité, l'hétérogénéité, la composition et l'arrangement spatial de la mosaïque paysagère* ». Dans le cadre de cette recherche, l'unité fonctionnelle correspond à l'ensemble des entités paysagères pouvant abriter des ressources floristiques d'intérêt pollinifère et ou nectarifère pour les colonies.

Comme nous avons pu le constater au cours de l'état de l'art, l'étendue et la diversité de cette unité fonctionnelle en contexte paysager agricole ont fortement diminué (Davaine, 2012). Étudier les interactions abeille / paysage et comprendre le rôle spécifique de la composante ligneuse pour les colonies implique donc :

- d'identifier le contour de l'unité fonctionnelle propre à chacune des mosaïques paysagères retenue,
- d'identifier le contour de la sous-unité fonctionnelle que constitue la composante ligneuse pour ces mêmes mosaïques,
- de caractériser l'organisation spatiale et la composition floristique de ces unités, et sous-unités.

Autrement dit, il s'agit d'évaluer et de comparer l'offre alimentaire disponible et son organisation spatiale à l'échelle de l'ensemble de la mosaïque paysagère et de la seule composante ligneuse.

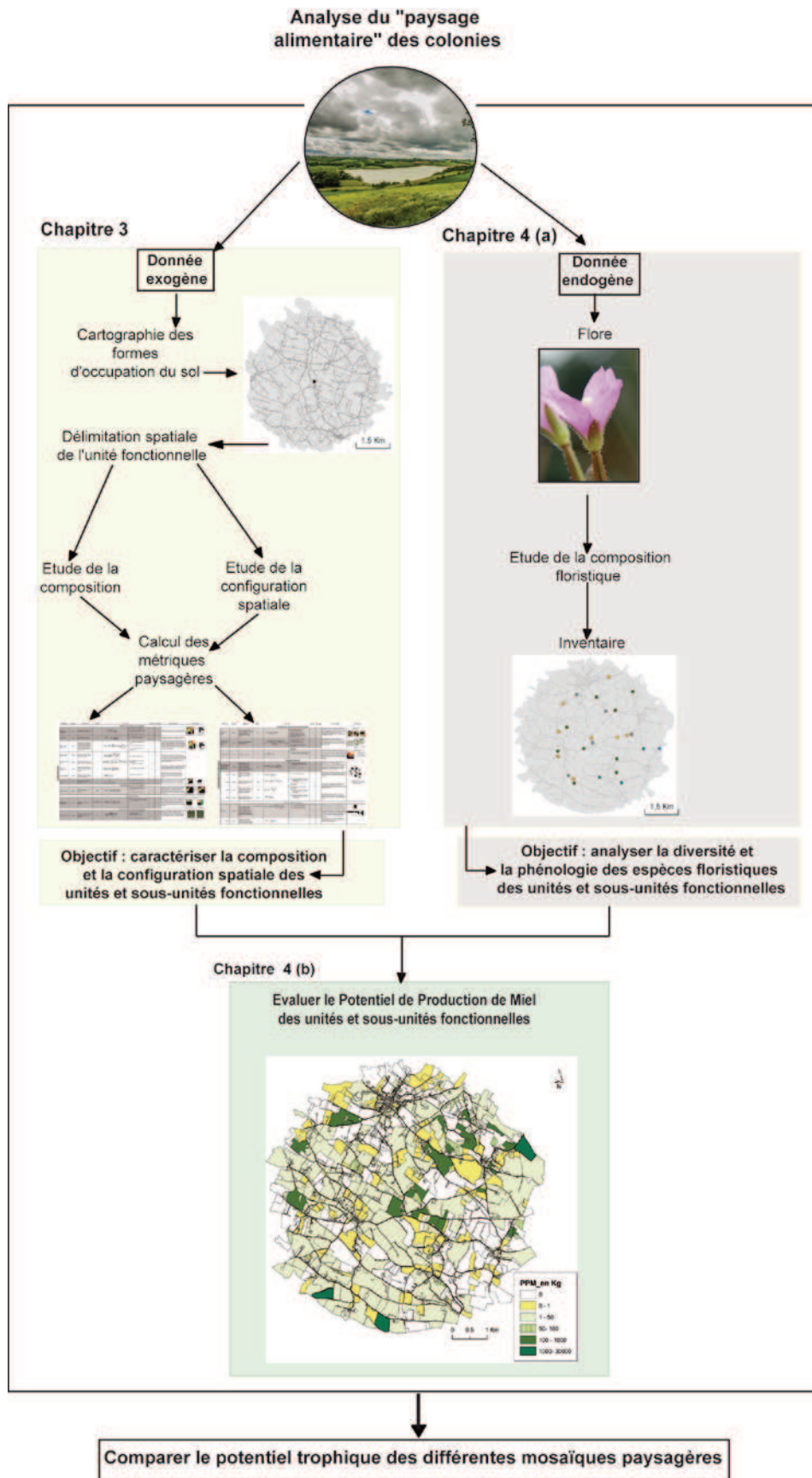


Figure 63 : Processus d'analyse du potentiel de ressources trophiques des mosaïques paysagères

Répondre à de tels objectifs implique de mobiliser deux types de données :

- celles de nature exogène liées au « *continuum spatial* », soit à la cartographie de l'occupation du sol. Elles doivent nous permettre d'étudier la composition (occupation du sol) et la configuration spatiale des unités et sous-unités évoquées (Figure 63) ;
- celles de nature endogène liées à l'information collectée *in situ* soit à la composition floristiques (Figure 63). Elles visent plus spécifiquement à étudier les ressources floristiques d'intérêt nectarifère et pollinifère disponibles (diversité, habitat, répartition, phénologie etc.).

L'étude de la première base de données fera l'objet du chapitre 3 de cette deuxième partie de notre manuscrit. Celui-ci s'organisera en trois points :

- 1) dans un premier temps, il s'agira d'identifier les composantes paysagères pouvant abriter des ressources trophiques d'intérêt nectarifère et ou pollinifère pour les colonies et ainsi de délimiter l'étendue des unités et sous-unités fonctionnelles propres à chaque site.
- 2) par la suite, nous nous attacherons à étudier la configuration spatiale de ces mêmes unités et sous-unités (fragmentation, connectivité, diversité, entremêlement, etc.). Cette deuxième phase d'analyse nécessite la mobilisation des métriques paysagères issues de l'écologie du paysage et décrites dans la partie méthodologie.
- 3) enfin pour clore ce chapitre, il s'agira de discuter l'ensemble de ces résultats en précisant les apports et les limites d'une telle approche.

Le chapitre 4 portera sur l'étude des données endogènes. Il consistera à analyser la composition floristique du paysage en ne prenant en compte que les espèces présentant un intérêt nectarifère et ou pollinifère. Il s'organisera en trois points :

- 1) il s'agira d'identifier les espèces nectarifères et pollinifères disponibles et de caractériser le contexte environnemental dans lequel elles évoluent ;

- 2) par la suite nous tenterons d'identifier les principaux faciès⁷⁰ de ressources trophiques (les faciès étant appréhendés ici en tant qu'unités ou regroupements floristiques) et leur dynamique temporelle (approche phénologique) ;
- 3) enfin, en croisant les approches endogènes et exogènes, nous tenterons d'estimer le Potentiel de Production de Miel (PPM) à l'échelle des unités et sous-unités fonctionnelles.

La finalité de cette deuxième partie consiste à d'appréhender « l'offre alimentaire » disponible au sein des différentes mosaïques paysagères étudiées et en particulier au sein de la composante ligneuse. Cette « offre » sera confrontée à l'évolution des THV des colonies afin de répondre à la problématique énoncée.

⁷⁰ Les faciès correspondent ici aux unités floristiques identifiées suite à une analyse multifactorielle prenant en compte les espèces floristiques inventoriées et les conditions mésologiques. L'approche adoptée ne se veut en aucun cas phytosociologique. Seules les méthodes d'inventaires font l'objet d'un « emprunt » à cette science.

Chapitre 3 : Étude de l'organisation spatiale des zones de ressources trophiques

Introduction

L'étude de l'organisation spatiale des unités et sous-unités fonctionnelles ou zones ressources, se base sur une analyse des formes d'occupation du sol. Elle implique une phase d'identification et de quantification (surfacique) des composantes paysagères pouvant abriter des ressources pollinifères et ou nectarifères d'intérêt pour les colonies. Cette première phase s'appuie sur les travaux scientifiques existant. Dans un second temps, il conviendra d'appréhender la configuration spatiale de ces zones ressources. Comme nous avons pu le voir au cours de l'état de l'art, les stratégies de butinage se basent sur la notion de « *profitabilité énergétique* » (Seeley *et al.*, 1991). Cette profitabilité prend en compte différents types de paramètres tels que la distance, l'abondance, la qualité, l'accessibilité des zones ressources etc. (Waddington, 1985). Appréhender la composition et l'arrangement spatial de ces zones doit nous permettre de rendre compte de leur disponibilité et de leur accessibilité au sein de chacun des sites d'étude. Pour ce faire, deux échelles spatiales ont été retenues : la mosaïque paysagère et chacun des sept anneaux concentriques compris entre 0 et 3 500 m à partir du rucher, présentés au chapitre méthodologique.

3.1. Caractérisation de la composition des unités et sous-unités fonctionnelles

Étudier la composition des unités et sous-unités fonctionnelles nous amène dans un premier temps à décrire l'occupation du sol des six mosaïques paysagères, par le biais des cinq grandes classes correspondant au premier niveau de la typologie (Annexe 5). Nous insisterons plus particulièrement sur leur taux de recouvrement. Par la suite, ces classes seront appréhendées plus en détail afin d'identifier les composantes paysagères d'intérêt pour les colonies d'abeilles domestiques.

Pour simplifier notre propos nous avons choisi de nommer les sites en fonction de trois appellations distinctes liées au gradient de présence de ligneux, comme nous le verrons ultérieurement. Ceux comportant le plus fort pourcentage

correspondent aux sites fermés ou PF (PI et CA), ceux ayant un pourcentage intermédiaire ont été considérés comme intermédiaires ou PI (MO et AU). Enfin ceux disposant du plus faible taux de recouvrement ont été considérés comme ouverts ou PO (TA et EN). Ces trois appellations seront régulièrement utilisées non seulement dans les représentations graphiques mais également dans le corps du texte, jusqu'à la fin de notre manuscrit.

3.1.1. Caractérisation des grandes classes d'occupation du sol

D'après les résultats du test U de Mann-Whitney ($N= 60$ et $p= 0,669$), le pourcentage de recouvrement des cinq grandes classes d'occupation du sol ne diffère pas de manière significative entre 2010 et 2011 quels que soient les sites d'étude. Nous avons donc fait le choix autant que possible, de ne présenter que les données de 2010.

D'après les Figure 64 et Figure 65, la classe d'occupation du sol « territoires agricoles » est largement prépondérante quels que soient les sites (Annexe 11). Elle est représentée à 98 % par les cultures et recouvre en moyenne entre 72 % et 87 % de leur superficie. Les différences inter-sites varient faiblement en termes de surfaces, contrairement à la nature des cultures implantées (Annexe 11). Les espaces forestiers et semi-naturels interviennent en deuxième position. Ils atteignent leur maximum sur les sites fermés (PI 19 % et CA 15 %) puis intermédiaires (MO 10,5 % et AU 7,5 %). Sur les sites ouverts (TA 5 % et EN 4 %), leur taux de recouvrement est inférieur à celui de la classe « territoires artificialisés ». Espaces forestiers et semi-naturels se répartissent en neuf catégories que nous détaillerons ultérieurement (Annexe 11).

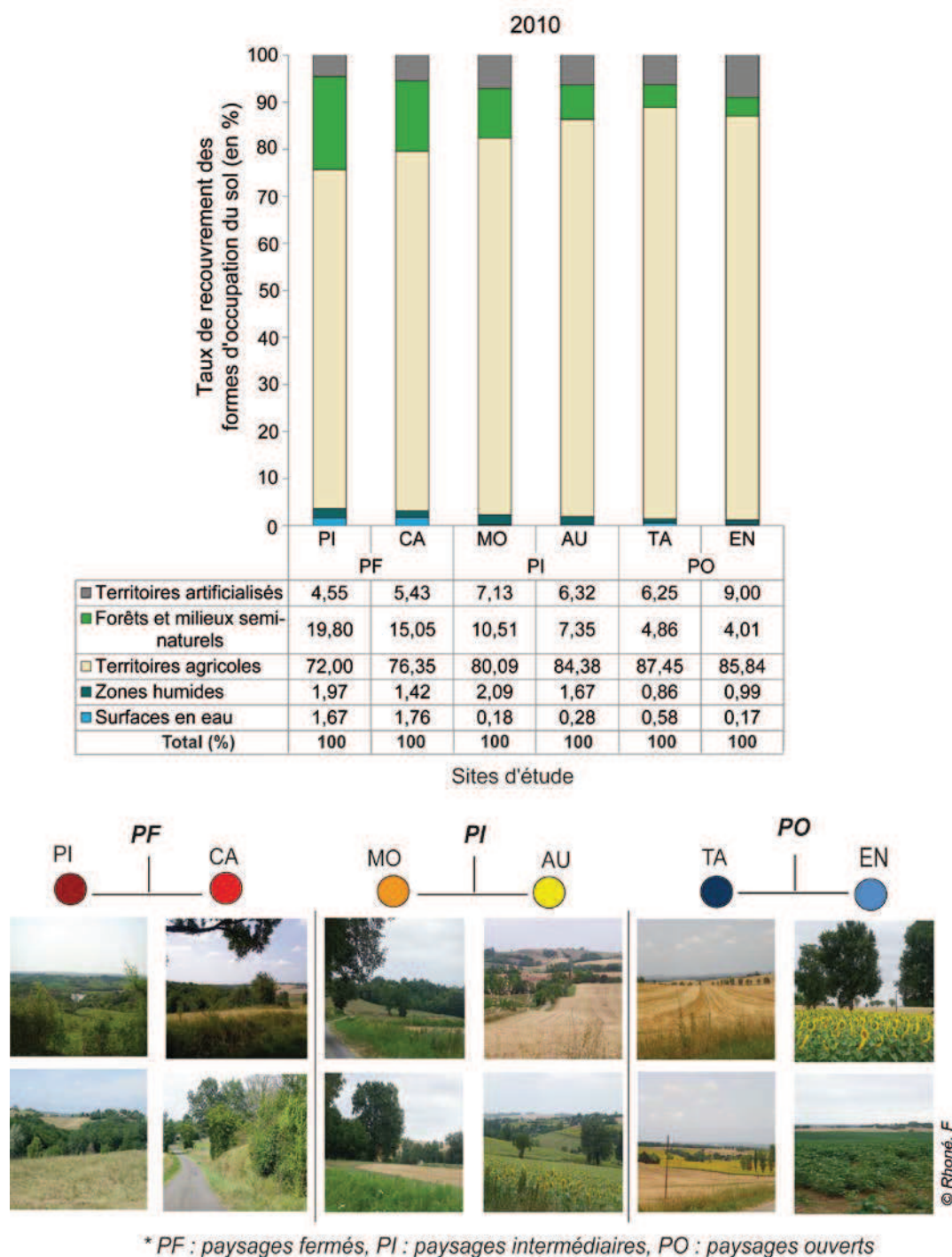


Figure 64 : Taux de recouvrement des grandes classes d'occupation du sol par site, en 2010

Les « territoires artificialisés » interviennent en troisième position à l'exception des sites fermés. Leur taux de recouvrement décroît à mesure que les espaces forestiers et semis-naturels augmentent. Il atteint son maximum sur les mosaïques paysagères ouvertes, soit 9 % pour EN. Il diminue progressivement à mesure que l'on s'oriente vers les sites fermés (PF) situés plus à l'ouest du département où il ne représente plus que 4,5 à 5,4 % de leur surface totale. Cette

catégorie se compose de six types de postes d'occupation du sol (Annexe 11). Parmi eux, les jardins sont nettement prédominants. Leur taux de recouvrement varie entre 2,5 et 5,5 % selon les sites.

Les zones humides présentent un très faible taux de recouvrement. Celui-ci varie entre 0,8 et 2 % (Figure 64). Il atteint son maximum sur les sites MO (intermédiaire) et PI (fermé) et son minimum sur les sites TA et EN (ouverts). Parmi les trois types de postes d'occupation du sol qui composent cette classe, les ripisylves sont les plus représentées (Annexe 11).

Enfin, tout comme les zones humides, les surfaces en eau ont un faible taux de recouvrement à l'exception des sites fermés (PI 1,7 % et CA 1,8 %). Ces surfaces occupent entre 0,2 et 1,8 % de la surface totale des sites. Elles se matérialisent le plus souvent par de petites retenues collinaires également vouées aux activités agricoles.

Malgré les tendances observées ci-dessus, à l'échelle de la mosaïque paysagère, le taux de recouvrement des classes d'occupation du sol ne semble pas varier de manière significative entre les sites, entre les catégories de sites voire au sein même de ces catégories, (Tableau 13).

Seule une analyse de la variabilité de l'occupation du sol à l'échelle des sept anneaux, permet de constater des différences significatives. Celles-ci semblent plus importantes entre les trois catégories de sites qu'entre les sites appartenant à la même catégorie. Le taux de recouvrement des cinq classes d'occupation du sol varie de manière significative entre les mosaïques paysagères fermées (PF), intermédiaires (PI) et ouvertes (PO). À l'inverse, entre les sites fermés (PI et CA), seul le taux de recouvrement des espaces forestiers et des surfaces en eau par anneau diverge. Sur les sites intermédiaires (MO et AU), ces différences se situent au niveau des espaces forestiers. Enfin sur les sites ouverts (TA et EN) elles ne concernent que les surfaces en eau. Au sein de ces trois catégories, les sites fermés varient le plus fortement (Tableau 13).

a)

Échelles spatiales d'analyse	Classes d'occupation du sol	Différences entre sites (<i>p-value</i>)	Différences entre catégories de sites (<i>p-value</i>)
Paysage	Territoires artificialisés	0,812	0,416
	Territoires agricoles	0,995	0,864
	Espaces forestiers et semi-naturels	0,732	0,336
	Zones humides	0,978	0,750
	Surfaces en eau	0,882	0,676
Anneaux	Territoires artificialisés	0,015	0,007
	Territoires agricoles	0,000	0,000
	Espaces forestiers et semi-naturels	0,000	0,000
	Zones humides	0,001	0,001
	Surfaces en eau	0,021	0,023

Test de Kruskal-Wallis

b)

Différences intra-catégories de sites	Paysage (<i>p-value exacte</i>)					Anneaux (<i>p-value exacte</i>)				
	Territoires artificialisés	Territoires agricoles	Espaces forestiers et semi-naturels	Zones humides	Surfaces en eau	Territoires artificialisés	Territoires agricoles	Espaces forestiers et semi-naturels	Zones humides	Surfaces en eau
PI-CA	0,548	0,959	0,809	0,700	0,800	0,165	0,073	0,038	0,017	0,710
MO-AU	1,000	0,798	0,512	1,000	0,400	0,710	0,097	0,017	0,053	0,383
TA-EN	0,690	0,955	0,605	1,000	1,000	0,097	0,456	1,000	0,902	0,026

Test U de Mann-Whitney

Tableau 13 : Différences du taux de recouvrement des cinq grandes classes d'occupation du sol aux niveaux (a) inter-sites, (a et b) inter et intra-catégories de sites. *Les valeurs en gras indiquent des différences significatives. Le seuil de significativité étant fixé à $\leq 0,05$. Seule la p-value des tests de Kruskal-Wallis (a) et de Mann-Whitney (b) sont indiquées dans ces tableaux. Le détail des résultats est visible en annexe (Annexe 12).*

Comment l'occupation du sol des différentes mosaïques paysagères se traduit-elle en termes de disponibilité spatiale des zones de ressources trophiques ?

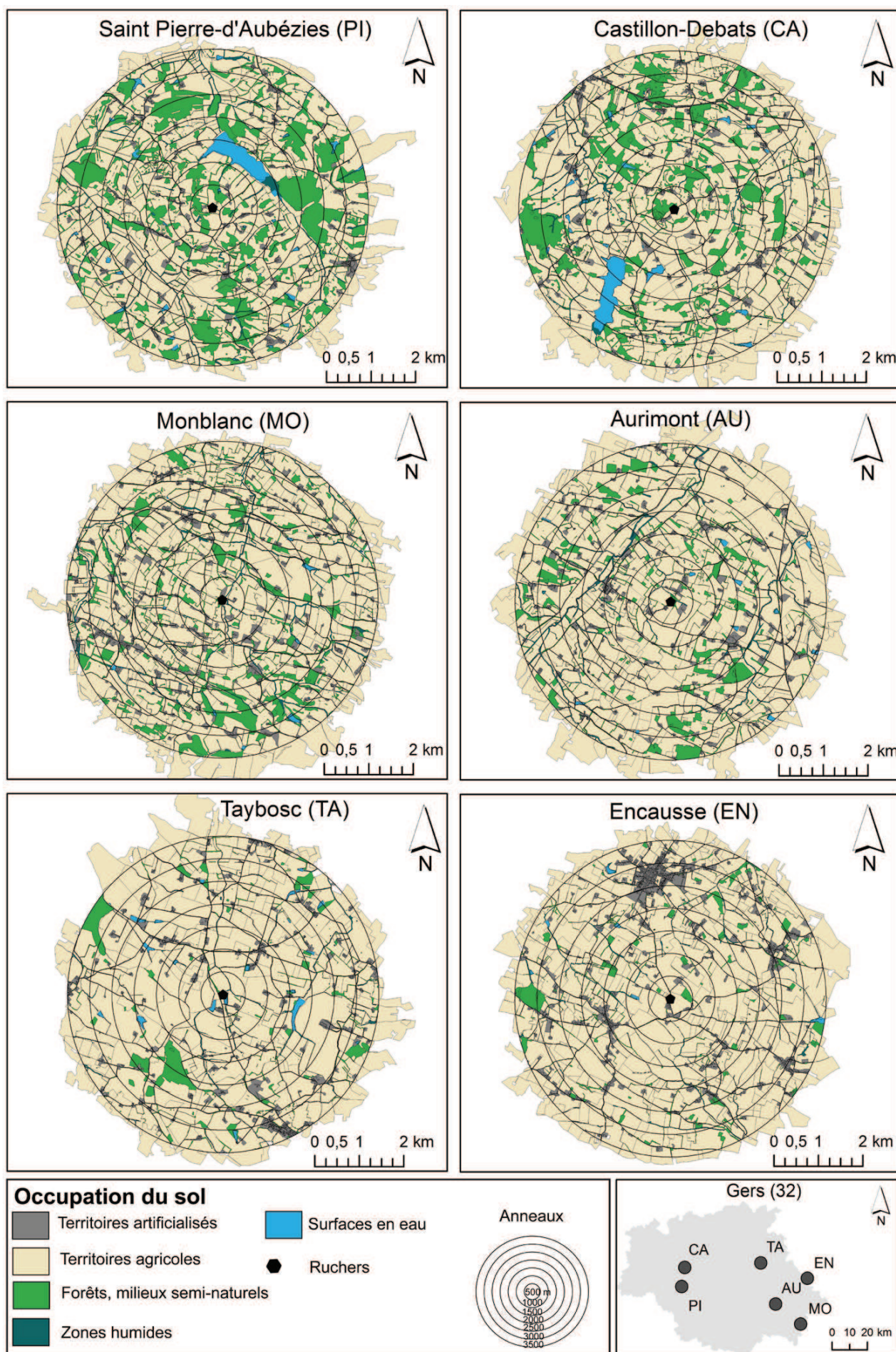


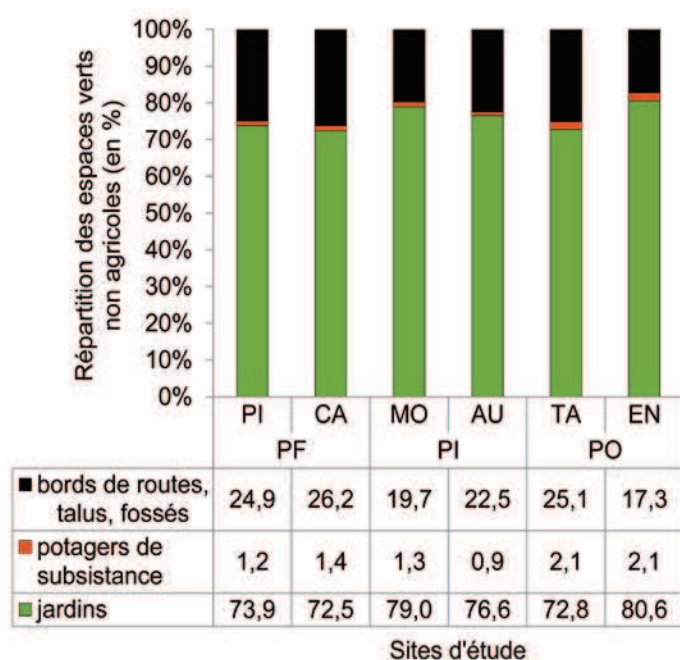
Figure 65 : Répartition spatiale des cinq grandes classes d'occupation du sol par site

3.1.2. Délimitation spatiale des unités et sous-unités fonctionnelles

Parmi les classes d'occupation du sol évoquées ci-dessus, les entités spatiales qui les composent ne présentent pas toutes d'intérêt en termes d'apports en ressources trophiques (Annexe 11). Appréhender l'étendue et caractériser la composition de l'unité fonctionnelle de chaque mosaïque paysagère implique d'analyser plus en détail les sous-unités qui la constituent. Ces sous-unités concernent les espaces verts agricoles, les cultures et la composante ligneuse.

3.1.2.1. Les espaces verts non agricoles

Les territoires artificialisés et plus particulièrement les espaces verts non agricoles sont faiblement présents quels que soient les sites d'étude. Ils comprennent les jardins, les bords de routes, talus, fossés, les potagers de subsistance et les plantations d'alignement (Annexe 11). D'après les travaux de Decourtye *et al.* (2010), Odoux *et al.* (2012), Le Féon (2010) ou encore Hopwood (2008), l'ensemble de ces éléments paysagers semble présenter un intérêt trophique pour les pollinisateurs. Il convient donc de les appréhender plus en détail.



* PF : paysages fermés, PI : paysages intermédiaires, PO : paysages ouverts

Figure 66 : Caractérisation des espaces verts non agricoles et de leur intérêt trophique

Les plantations d'alignement classées parmi la composante ligneuse ne figurent pas dans l'histogramme présenté ci-dessus.

Les jardins représentent plus de 70 % des espaces verts non agricoles, quels que soient les sites d'étude (Figure 66 ; Figure 67). Leur taux de recouvrement par catégorie de site reste relativement faible, les espaces ruraux situés dans le département du Gers étant généralement peu habités. Les valeurs les plus élevées s'observent sur les sites ouverts (PO) et notamment sur EN situé à proximité d'une petite ville (Figure 67). Les potagers ne sont présents que de façon très anecdotique. Ils recouvrent en moyenne entre $0,05 \pm 0,01$ % et $0,1 \pm 0,03$ % de la surface totale des sites (Figure 66). Enfin, les bords de route, talus et fossés représentent selon les sites entre 17 % et 26 % des espaces verts non agricoles (Figure 66). Leur taux de recouvrement moyen par type de mosaïque paysagère varie entre 1 % et 1,1 % de leur surface totale. Les espaces verts non agricoles présentant un intérêt trophique pour les colonies, ont le plus fort taux de recouvrement sur le site ouvert EN (6,5 %) et intermédiaire MO (5,2 %). Les sites fermés (PF) comportent les plus faibles taux soit 3,5 % en moyenne.

2010

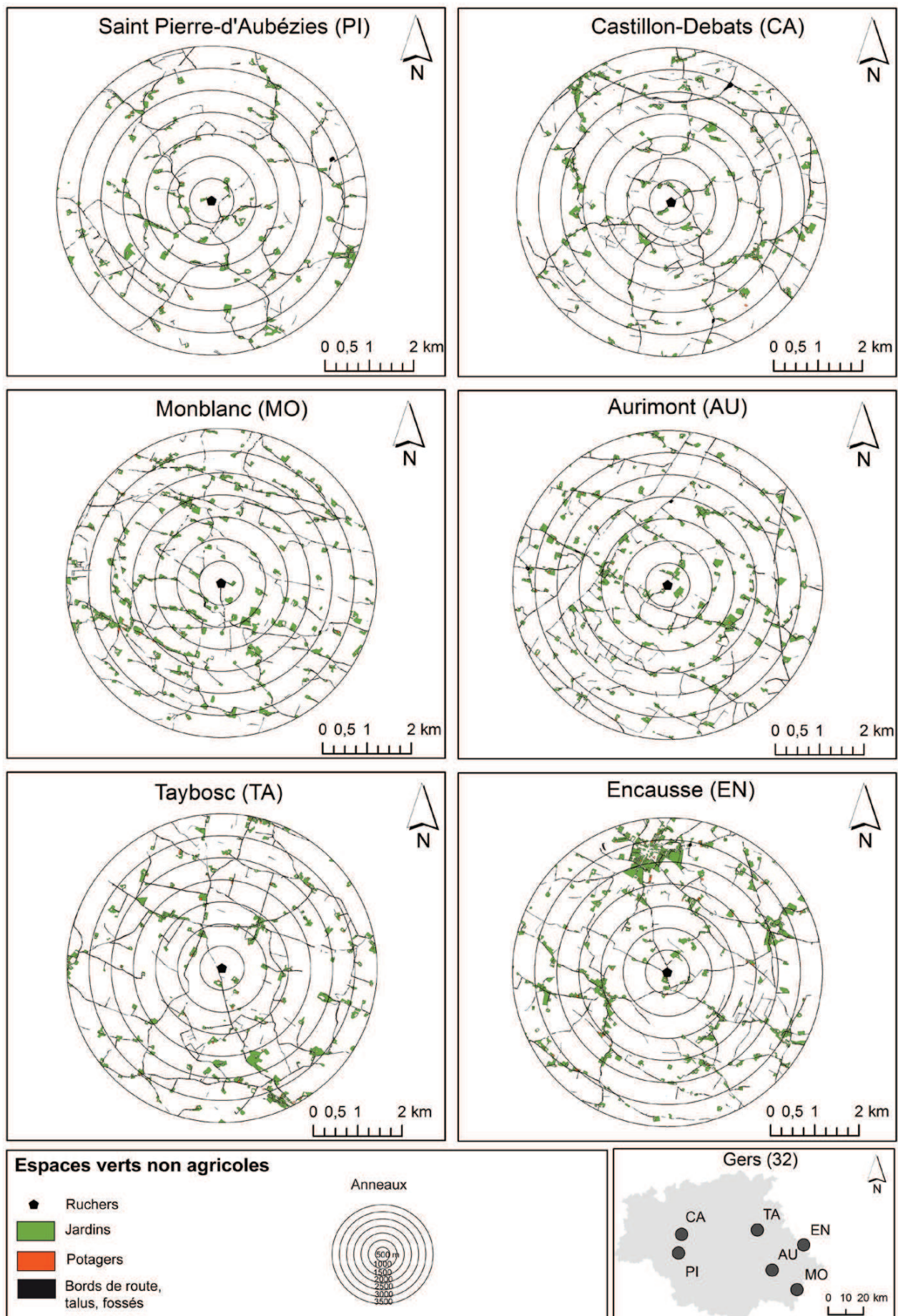


Figure 67 : Répartition spatiale des espaces verts non agricoles en 2010

3.1.2.2. Les surfaces cultivées en 2010 et en 2011

La superficie liée aux territoires agricoles connaît de faibles variations entre les sites (Figure 64). Toutefois, d'importantes différences sont à noter quant à la nature des cultures implantées (Figure 68). Ces cultures pouvant fortement impacter le développement des colonies, il est nécessaire de les appréhender plus finement.

- **Une approche à l'échelle de la parcelle**

Afin de simplifier l'analyse, les 30 types de cultures recensés par le biais du RPG ont été regroupés en huit catégories que sont : cultures horticoles, prairies, protéagineux, oléagineux, cultures permanentes, céréales, sylviculture, autres. Le détail de ces catégories est précisé dans l'Annexe 11. La figure 6 permet de constater une nette prédominance des prairies, des céréales et des oléagineux quels que soient les sites d'étude et l'année. Pour la majorité d'entre eux, les protéagineux occupent la quatrième place.

Les prairies sont nettement prédominantes sur les sites fermés (PF) pour lesquels elles représentent en moyenne 36 ± 6 % de la surface totale (Figure 68). Elles décroissent jusqu'à atteindre seulement 7 ± 3 % sur les sites ouverts (PO). Au total, plus de 50 ± 18 % des surfaces prairiales sont de nature temporaire, quelle que soit la mosaïque paysagère considérée. Leur contribution dans l'apport de ressources trophiques semble très limitée à l'inverse des prairies permanentes et artificielles (Le Féon, 2010 ; Ockinger et Smith, 2007; Decourtye *et al.*, 2010). Les prairies permanentes interviennent en seconde position. Leur taux de recouvrement moyen correspond à 5 ± 2 % de la surface des sites contre $1 \pm 0,8$ % pour les prairies artificielles et $1 \pm 0,2$ % pour les bandes enherbées situées le long des cours d'eau (Annexe 11). Enfin les gels spécifiques mis en place dans le cadre de la PAC depuis 2012⁷¹, et pour certains explicitement orientés en faveur des pollinisateurs sauvages et domestiques restent très secondaires (Decourtye *et al.*, 2007 ; Decourtye *et al.*, 2008). Leur taux de recouvrement moyen reste inférieur à $0,1 \pm 0,1$ % de la surface totale des sites.

⁷¹ Circulaire du 9 Mai 2012_DGPAAT/SDEA/C2012-3043

Les céréales sont nettement prédominantes sur les sites ouverts pour lesquels elles recouvrent en moyenne 46 ± 1 % contre 22 ± 7 % sur les sites fermés (PF), (Figure 68). Elles sont constituées à 80 ± 14 % de blé, orge, seigle, avoine, épeautre et à 20 ± 14 %, de maïs (*Zea mays*) et de sorgho (*Sorghum sp*) pour chacune des mosaïques paysagères étudiées (Annexe 11). Seules le maïs et le sorgho semblent présenter un intérêt mellifère direct (Odoux *et al.*, 2004), les autres céréales ne pouvant être mobilisées que par le biais des adventices des cultures (Holzschuh, 2007 ; Davaine, 2012).

Les cultures oléagineuses sont nettement prédominantes sur les sites ouverts (PO) pour lesquelles elles occupent en moyenne 27 ± 2 % de la superficie totale, contre seulement 7 ± 3 % sur les sites fermés (PF) (Figure 68). Le tournesol (*Helianthus annuus*) et le colza (*Brassica napus*) très mellifères (Charrière *et al.*, 2010 ; Odoux *et al.*, *op. cit.* ; Odoux *et al.*, 2012 ; Rhoné *et al.*, à paraître) représentent respectivement plus de 80 ± 22 % et 18 ± 22 % de ces surfaces, quelles que soient les mosaïques paysagères concernées (Annexe 11). Les fortes variations observées pour le colza s'expliquent par une prédominance de cette culture au détriment du tournesol sur le site PI (fermé). Parmi les oléagineux, chanvre (*Cannabis sp*) et lin (*Linum sp*) présentent également un intérêt notamment pour le pollen (Rhoné *et al.*, *op. cit.*).

Les protéagineux sont nettement prédominants sur les sites fermés (PF) pour lesquels ils représentent en moyenne $6 \pm 0,3$ % de la superficie totale contre 3 ± 2 % sur les sites intermédiaires (Figure 68). $96 \pm 5,9$ % d'entre eux sont constitués de seulement trois types de cultures : soja (*Glycine sp*), pois (*Pisum sp*) et féverole (*Vicia faba L.*), quels que soient les sites. À l'exception de MO (site intermédiaire) et TA (site ouvert), le soja reste prédominant suivi de la féverole et du pois (Annexe 11). Seule la féverole semble présenter un intérêt trophique important (Bruneau, 2006 ; Decourtye *et al.*, 2010).

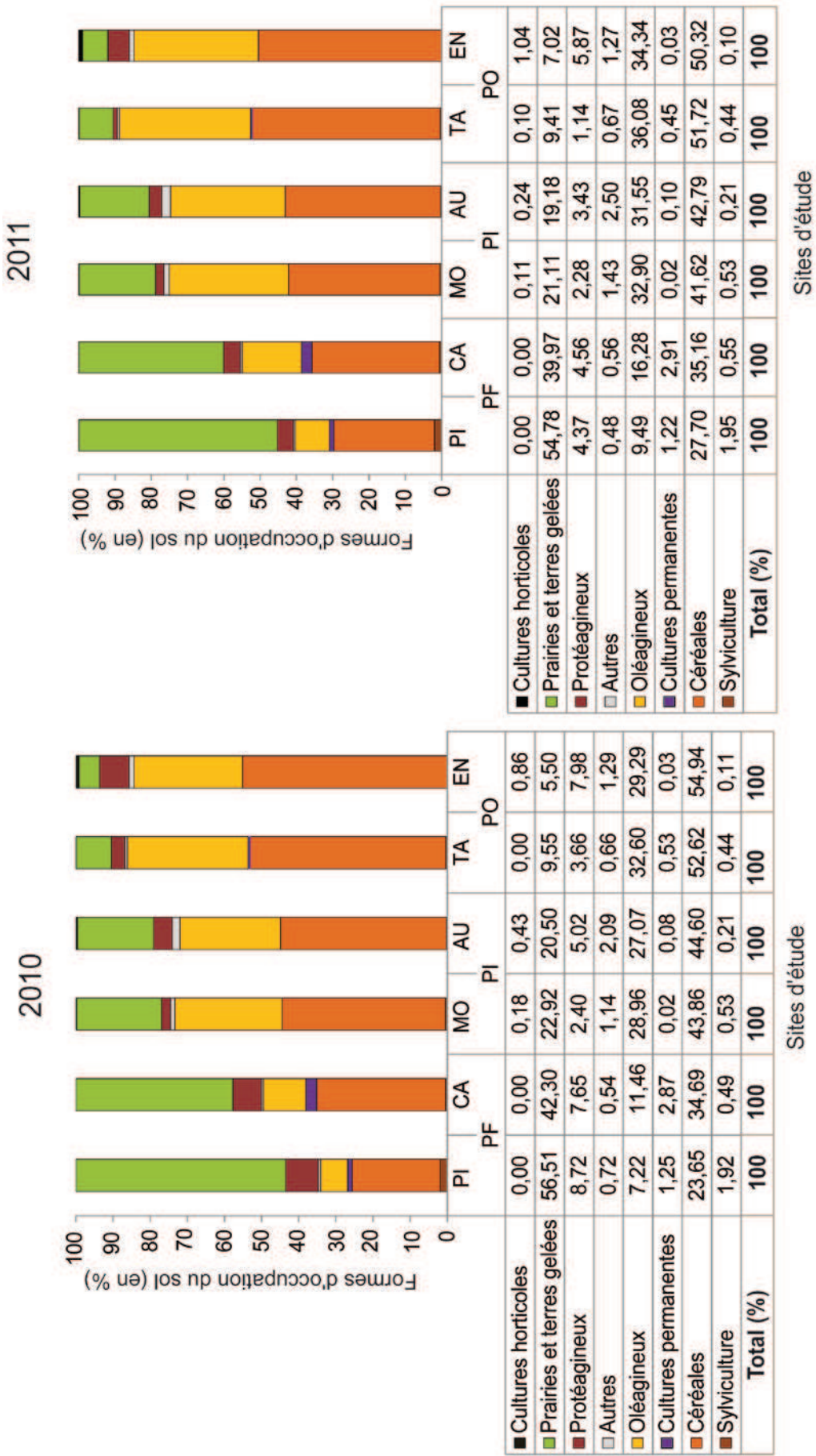


Figure 68 : Répartition des types de cultures par site, en 2010 et en 2011

Les surfaces cultivées non incluses dans les quatre premières catégories représentent entre 1,6 et 4 % des territoires agricoles. Elles concernent la sylviculture, les cultures permanentes, les cultures horticoles et la catégorie autre. Elles recouvrent un maximum de surface sur les sites fermés (PF) soit en moyenne $1 \pm 0,7$ % contre $0,5 \pm 0,4$ % sur les sites ouverts (PO). Leur intérêt trophique semble très contrasté. Il est particulièrement important pour les vergers et châtaigneraies (Decourtye *et al.*, 2010). Pour les parcelles agroforestières et les sylvicoles, il dépend beaucoup des espèces implantées.

Finalement, moins de 50 % des surfaces cultivées semblent présenter un intérêt direct pour l'apport de ressources trophiques aux colonies. Leur plus fort taux de recouvrement s'observe sur les sites TA (ouvert) et AU (intermédiaire), à hauteur respective de 42,5 % et 37,5 %. Les plus faibles taux sont liés aux sites fermés (PF) avec 28,5 % pour PI et 30 % pour CA. Les tendances observées en 2010 se confirment en 2011. On note toutefois une augmentation de 2 à 5 % des surfaces oléagineuses selon les sites. Cette augmentation touche notamment le tournesol, au détriment des protéagineux et des prairies. Cela se traduit par un léger accroissement des surfaces disposant d'un intérêt trophique immédiat pour les colonies. Seuls les sites intermédiaires (MO et AU) et ouverts (TA et EN) sont concernés.

Étudier les surfaces cultivées à l'échelle de la parcelle nous a permis de d'identifier les cultures présentant un intérêt en terme d'apports en ressources trophiques. Toutefois, les informations concernant le parcellaire n'ayant pu être spatialisées qu'à l'échelle de l'ilot (Figure 71), nous avons été contraints d'adopter cette échelle pour permettre l'étude de la configuration spatiale des cultures. La mise en œuvre d'une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) des ilots nous a permis de déterminer des profils types afin de simplifier l'analyse.

- **Une approche à l'échelle des classes d'ilots de cultures**

Plusieurs niveaux de seuillage ont été successivement réalisés permettant d'obtenir 5, 10 et 32 classes. Afin de simplifier l'approche, seul le premier niveau a été retenu en 2010 comme en 2011 (Figure 69 ; Figure 70).

Les ilots des classes 1 en 2010 et 2 en 2011, dits de « cultures mixtes » se caractérisent par une forte hétérogénéité (Figure 69 ; Figure 70). Bien que les céréales (et prioritairement le maïs) et les prairies (temporaires et permanentes) soient largement prédominantes, on retrouve la présence d'oléagineux, de protéagineux et en moindre proportion, de vignes. La majorité des ilots, entre 56 % en 2010 et 52 % en 2011, appartiennent à cette première classe (Tableau 14). Le taux de recouvrement de celle-ci varie en fonction des catégories de sites. Il est prédominant sur les sites fermés (PF) en 2010 comme en 2011 et représente entre 31 % (PI) et 47 % (CA) des surfaces cultivées. Il ne dépasse pas 12 % à 28 % pour les sites intermédiaires (PI) et ouverts (PO) (Tableau 14 ; Figure 71). La prédominance de cette classe sur les sites fermés s'explique par une forte présence du maïs et des prairies (Annexe 11).

Les ilots des classes 2 en 2010 et 1 en 2011 se caractérisent par une forte présence de céréales mixtes et dans une moindre mesure, de tournesol (Figure 69 ; Figure 70). Les prairies (temporaires et permanentes) sont également présentes en très faibles quantités. À l'exception du maïs et du pois, les classes 2 et 1 comportent les mêmes types de cultures. On note une forte progression du nombre d'ilots appartenant à ce type de classe entre 2010 et 2011, tous sites confondus. Celui-ci passe de 9 % à 23 % (Tableau 14). Cette tendance s'explique par une augmentation des surfaces destinées aux céréales et tournesol (Annexe 11). Toutefois, on observe une plus forte concentration des classes 2 et 1 sur les sites intermédiaires (PI) et ouverts (PO). Celles-ci occupent entre 29 et 46 % des surfaces cultivées en 2010 et entre 42 et 47 % en 2011 (Tableau 14 ; Figure 71). Leur répartition spatiale reflète la prédominance des céréales et oléagineux observée précédemment sur ces mêmes sites (Figure 68).

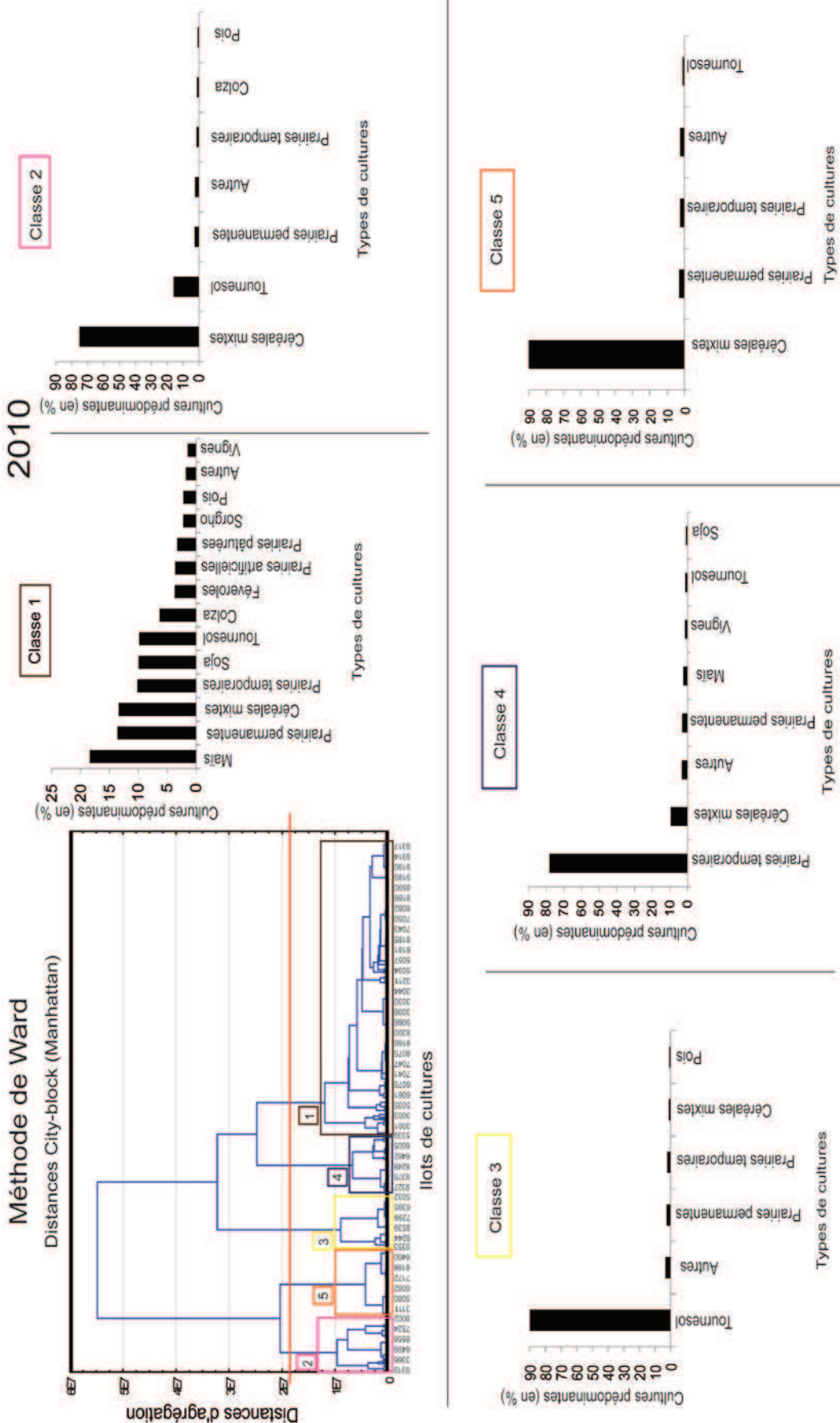


Figure 69 : Profil des classes d'îlots de cultures en 2010

Les ilots des classes 3 en 2010 et 5 en 2011 se caractérisent par une prédominance du tournesol, accompagné de façon très minoritaire de prairies et de protéagineux (Figure 69 ; Figure 70). Les surfaces liées à la classe 3 se concentrent majoritairement sur les sites intermédiaires (PI) et ouverts (PO). Elles varient entre 16,5 et 24 % en 2010. Sur les sites fermés (PF), elles restent très minoritaires (< 3 %). Entre 2010 et 2011, on note une légère augmentation du nombre d'ilots appartenant à cette classe (2 %) (Tableau 14). Contrairement à ce qui pourrait être attendu, cette augmentation se traduit par une réduction des surfaces associées.

Les ilots des classes 4 en 2010 et en 2011 se caractérisent par une forte prédominance des prairies temporaires (Figure 69 ; Figure 70). On constate une divergence quant aux cultures secondaires. Les céréales mixtes présentes de façon très secondaire en 2010 sont supplantées en 2011 par les prairies permanentes. Seul un faible pourcentage d'ilots appartient à ce type de classe, en 2010 (10 %) comme en 2011 (6 %). On note une régression générale du taux de recouvrement de cette classe sur l'ensemble des sites. Cette tendance s'explique par une réduction des surfaces destinées aux prairies temporaires, en faveur des oléagineux (Figure 68 ; Annexe 11). La classe 4 se concentre essentiellement sur les sites fermés (PF) pour lesquels elle représente entre 31 et 38 % des surfaces cultivées en 2010 (Figure 71). Pour les sites intermédiaires, elle recouvre moins de 10 % de ces surfaces, en 2010 comme en 2011 (Tableau 14). Cette répartition très inégale entre les sites s'explique par une forte concentration des activités d'élevage à l'ouest du département et une hyperspécialisation en céréaliculture et en oléo-protéagineux à l'est.

Enfin, les ilots des classes 5 en 2010 et 3 en 2011 divergent fortement. Alors que la classe 5 est dominée par les céréales mixtes et regroupe 14 % d'entre eux, la classe 3 se caractérise par une forte proportion de tournesol et de façon secondaire, par des céréales mixtes (Figure 69 ; Figure 70). Les ilots de la classe 5 recouvrent un faible pourcentage de surfaces cultivées quels que soient les sites, soit entre 6 % et 15 % (Tableau 14 ; Figure 71). La classe 3 est d'avantage contrastée. Bien qu'elle rassemble seulement 5 % d'ilots, elle occupe une large portion de surfaces cultivées comprise entre 19 % et 35 % sur les sites intermédiaires (PI) et ouverts (PO) (Figure 71). Cette tendance traduit

l'augmentation des surfaces consacrées au tournesol en 2011. Les sites fermés ne sont que faiblement concernés par cette classe. Pour ces derniers, l'augmentation des surfaces de tournesol transparait d'avantage au niveau de la classe 1 en 2011.

	Classes	Taux de recouvrement des classes d'ilots (en %)						Répartition des ilots par classe (en %)
		PF		PI		PO		
		PI	CA	MO	AU	TA	EN	
2010	1- cultures mixtes	● 47,4	● 43,9	● 21,6	● 26,4	● 21,3	● 28,1	56,7
	2- > céréales mixtes & tournesol	● 5,8	● 15,4	● 30,2	● 29,4	● 41,4	● 38,1	8,9
	3- > tournesol	● 2,2	● 3,2	● 22,5	● 20,0	● 24,3	● 16,6	10,0
	4- > prairies temporaires & céréales mixtes	● 38,1	● 31,1	● 9,9	● 10,0	● 3,1	● 0,4	9,9
	5- > céréales mixtes	● 6,5	● 6,3	● 15,8	● 14,2	● 9,9	● 16,8	14,5
Total		100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0

	Classes	Taux de recouvrement des classes d'ilots (en %)						Répartition des ilots par classe (en %)
		PF		PI		PO		
		PI	CA	MO	AU	TA	EN	
2011	2- > cultures mixtes	● 42,4	● 31,5	● 17,0	● 18,8	● 12,6	● 19,8	52,1
	1- > céréales mixtes & tournesol	● 21,1	● 33,1	● 41,8	● 42,0	● 41,7	● 46,8	23,7
	5- > tournesol	● 2,6	● 2,9	● 12,1	● 13,4	● 9,0	● 13,0	12,5
	4- > prairies temporaires	● 31,6	● 24,6	● 8,1	● 6,6	● 1,3	● 0,6	6,4
	3- > tournesol & céréales mixtes	● 2,3	● 7,9	● 21,0	● 19,2	● 35,4	● 19,8	5,3
Total		100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0

* PF : paysages fermés ; PI : paysages intermédiaires ; PO : paysages ouverts

● valeurs très fortes, ● valeurs fortes, ● valeurs intermédiaires, ● valeurs faibles,

Tableau 14 : Taux de recouvrement des classes d'ilots de cultures par site et par an

Du point de vue de la ressource trophique, seules les classes d'ilots 1 et 3 en 2010 et 2, 3 et 5 en 2011 semblent présenter un intérêt immédiat pour les colonies. Les classes 2, 4, 5 en 2010 et 1 et 4 en 2011 ne semblent disposer que d'un intérêt secondaire ou indirect (adventices des cultures etc.). L'étendue de la sous-unité fonctionnelle constituée par l'ensemble des ilots suit les mêmes tendances que celles observées à l'échelle des parcelles, et ce, quels que soient les sites.

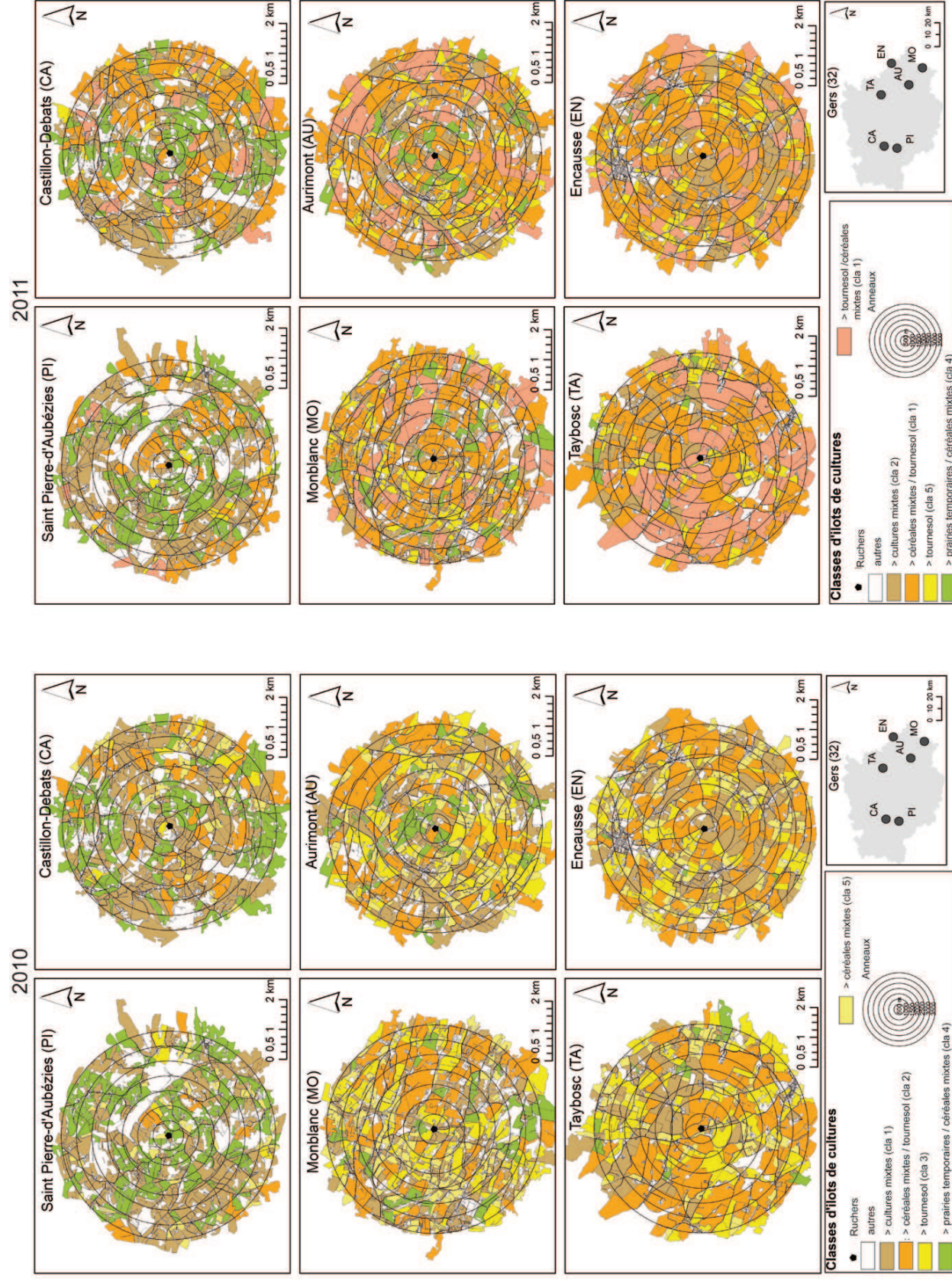


Figure 71 : Répartition spatiale des classes d'îlots de cultures, par site et par an

3.1.2.3. Caractérisation de la composante ligneuse

D'après de nombreux travaux, la composante ligneuse présente un intérêt majeur en terme d'apport en ressources trophiques (Decourtye *et al.*, 2010 ; Odoux *et al.*, 2012 ; Guerriat, 1999 ; Le Féon, 2010 ; Rollin *et al.*, 2013, Steffan-Dewenter et Kuhn, 2003 ; Holland et Fahrig, 2000 ; Requier, 2013 ; Odoux *et al.*, 2014). Il convient donc de l'appréhender plus en détail.

Comme l'indique la figure ci-dessous (Figure 72) son taux de recouvrement varie fortement en fonction des mosaïques paysagères. D'après le test R de Spearman, il existe une très forte corrélation entre le pourcentage de ligneux et le type de sites, et entre le pourcentage de ligneux et les catégories de sites (Tableau 15). Cette composante atteint son maximum sur les mosaïques paysagères fermées (PF) situées les plus à l'ouest du département du Gers, avec un taux moyen de $19,5 \pm 4,5$ % contre $5,7 \pm 0,57$ % sur les sites ouverts, situés les plus à l'est.

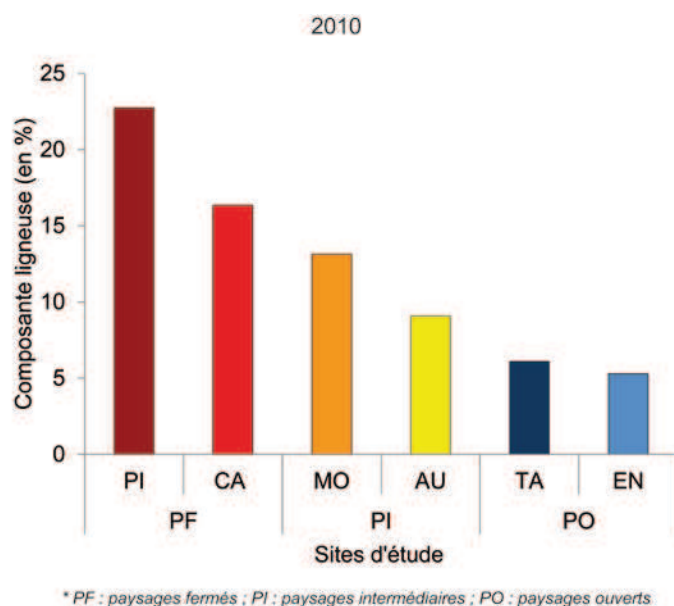


Figure 72 : Taux de recouvrement de la composante ligneuse par site en 2010

Les mosaïques paysagères intermédiaires (PI) à l'interface entre ces deux catégories comportent un taux moyen de ligneux de $11,1 \pm 2,86$ %. En confrontant le pourcentage de ligneux par site avec les principaux types de cultures, on constate une corrélation positive entre la présence des ligneux et le pourcentage de prairies et une corrélation négative avec les surfaces de céréales et d'oléagineux. Par conséquent, plus une mosaïque paysagère comporte

d'éléments ligneux, plus le pourcentage de prairies augmente et les surfaces de céréales et d'oléagineux diminuent, et inversement. Seules les surfaces de protéagineux ne semblent pas corrélées avec cette composante (Tableau 15).

Paramètres	N Actifs	R de Spearman	t(N-2)	p-value
ligneux (%) / céréales (%)	6	-1		
ligneux (%) / oléagineux (%)	6	-0,886	-3,816	0,019
ligneux (%) / protéagineux (%)	6	-0,029	-0,057	0,957
ligneux (%) / prairies (%)	6	1,000		
ligneux (%) / catégories de site	6	-0,956	-6,532	0,003
ligneux (%) / site	6	-1		

Test de corrélation R de Spearman

Tableau 15 : Étude des corrélations entre le pourcentage de ligneux, les surfaces cultivées et le type de site. *Le seuil de significativité du test a été fixé à $p \leq 0,05$ les corrélations significatives étant indiquées en gras.*

Dans le cadre de cette recherche, cette composante se décline en 14 types d'entités (Figure 73). Celles-ci sont issues des territoires artificialisés (plantations d'alignement), des territoires agricoles (parcelles agroforestières, plantations de résineux), des espaces forestiers, des milieux semi-naturels (forêts, bosquets, haies, arbres épars, pré-vergers, friches basses, accrues et recrues forestiers, friches hautes), et des zones humides (saulées, ripisylves). Au vu de la définition de la composante ligneuse donnée au chapitre 1, les peupleraies, les jardins et les cultures permanentes (vergers industriels etc.) n'ont pas été inclus. Ces derniers représentent au total entre 3,5 % et 5,5 % de la surface des sites. Les plantations de résineux ont été conservées car anciennes, elles sont actuellement gérées en tant qu'espaces forestiers et combinent plusieurs strates de végétation. La composition et le taux de recouvrement des ligneux varient fortement selon les sites.

Les espaces forestiers sont largement prépondérants quelles que soient les mosaïques paysagères concernées (Figure 73 ; Figure 74). Ils représentent en moyenne $64 \pm 0,6$ % des ligneux pour les mosaïques fermées (PF) soit le maximum, contre 35 ± 9 % pour les sites intermédiaires (PI) et 42 ± 8 % pour les sites ouvertes (PO), (Figure 73).

Les haies n'interviennent qu'en deuxième position après les espaces forestiers (Figure 73 ; Figure 74). Leur plus faible pourcentage de recouvrement concerne les sites fermés pour lesquels elles ne représentent en moyenne que $11 \pm 0,5$ % de la composante ligneuse contre $22 \pm 1,7$ % pour les sites intermédiaires et 22 ± 3 % pour les sites ouverts (Figure 73).

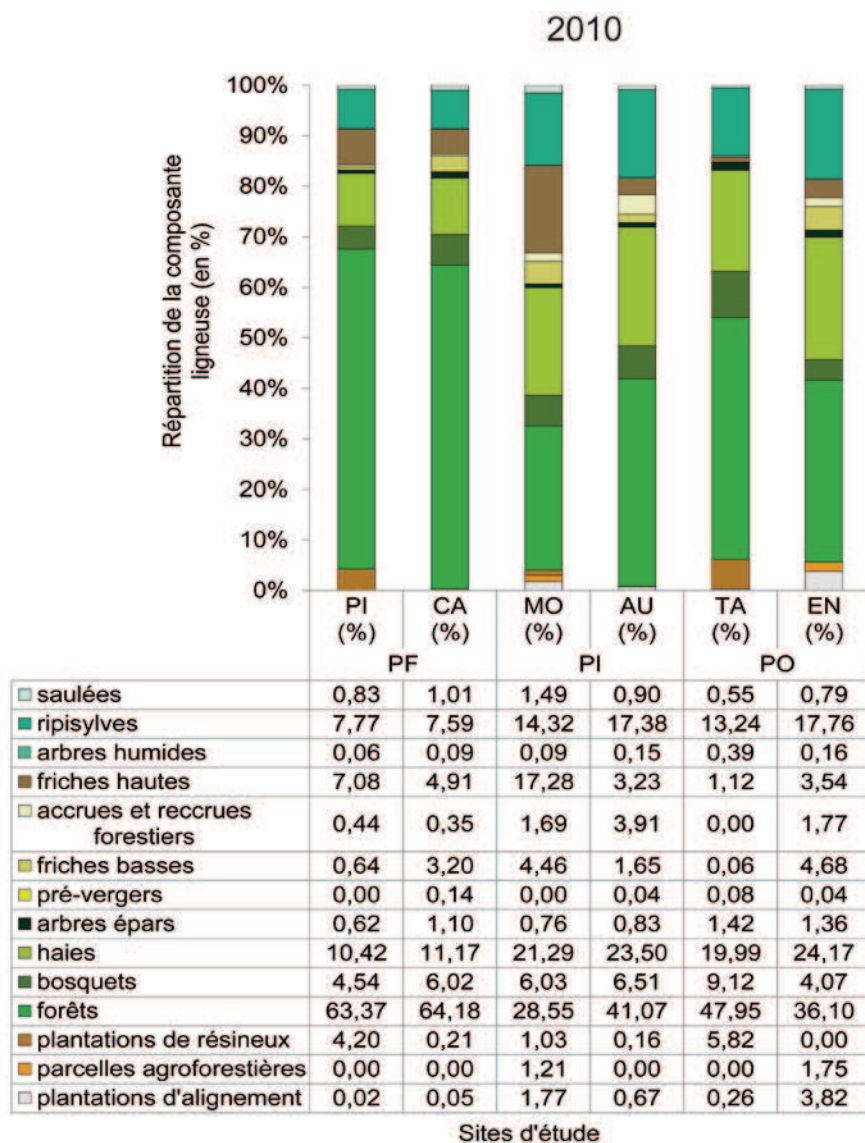
Le pourcentage de recouvrement des ripisylves est inférieur à celui des haies, quels que soient les sites (Figure 73 ; Figure 74). Les mosaïques paysagères fermées comportent le plus faible taux. Celui-ci correspond en moyenne à $8 \pm 0,1$ % de la composante ligneuse, contre $16 \pm 0,1$ % pour les mosaïques intermédiaires et $16 \pm 3,2$ % pour les mosaïques ouvertes (Figure 73).

Les trois premiers postes d'occupation du sol évoqués conservent le même ordre d'importance quant au pourcentage de recouvrement de la composante ligneuse, pour chacun des six sites. À l'inverse, le poids des entités paysagères suivantes connaît de plus fortes variations.

Les bois et bosquets représentent un faible pourcentage de ligneux quelles que soient les mosaïques paysagères concernées (Figure 73 ; Figure 74). Leur taux de recouvrement le plus élevé est lié aux mosaïques ouvertes. Il atteint une moyenne de $7 \pm 3,6$ % mais connaît une très forte variabilité, le site TA (ouvert) étant nettement prédominant (Figure 73). Les mosaïques intermédiaires (PI) et fermées (PF) suivent des tendances relativement proches avec des taux moyens respectifs de $6 \pm 0,3$ % et 5 ± 1 %.

Le pourcentage de ligneux lié aux friches hautes ou fruticées est supérieur à celui des friches basses quels que soient les sites d'étude (Figure 73 ; Figure 74). Les mosaïques paysagères dites intermédiaires présentent le taux moyen de fruticées le plus élevé soit $10 \pm 9,9$ % (Figure 73). Ce dernier est essentiellement lié au site intermédiaire MO et constitue 17 % de la composante ligneuse. Les mosaïques ouvertes disposent du taux moyen le plus faible, soit $2 \pm 1,7$ %. Dans les mosaïques fermées, la fruticée atteint un taux intermédiaire de $6 \pm 1,5$ %, avec de faibles variations entre PI et CA. Les fruticées sont caractéristiques d'une dynamique de fermeture du paysage. Elles traduisent généralement un phénomène de déprise agricole, ce qui explique leur moindre présence sur les sites ouverts. Les friches basses sont présentes dans des proportions assez

semblables entre les différentes catégories de sites, avec un taux de recouvrement moyen compris entre 2 et 3 % de la composante ligneuse. D'importantes variations de 2 % en moyenne sont à constater au sein de ces mêmes catégories.



* PF : paysages fermés ; PI : paysages intermédiaires ; PO : paysages ouverts

Figure 73 : Caractérisation de la composante ligneuse par site, en 2010

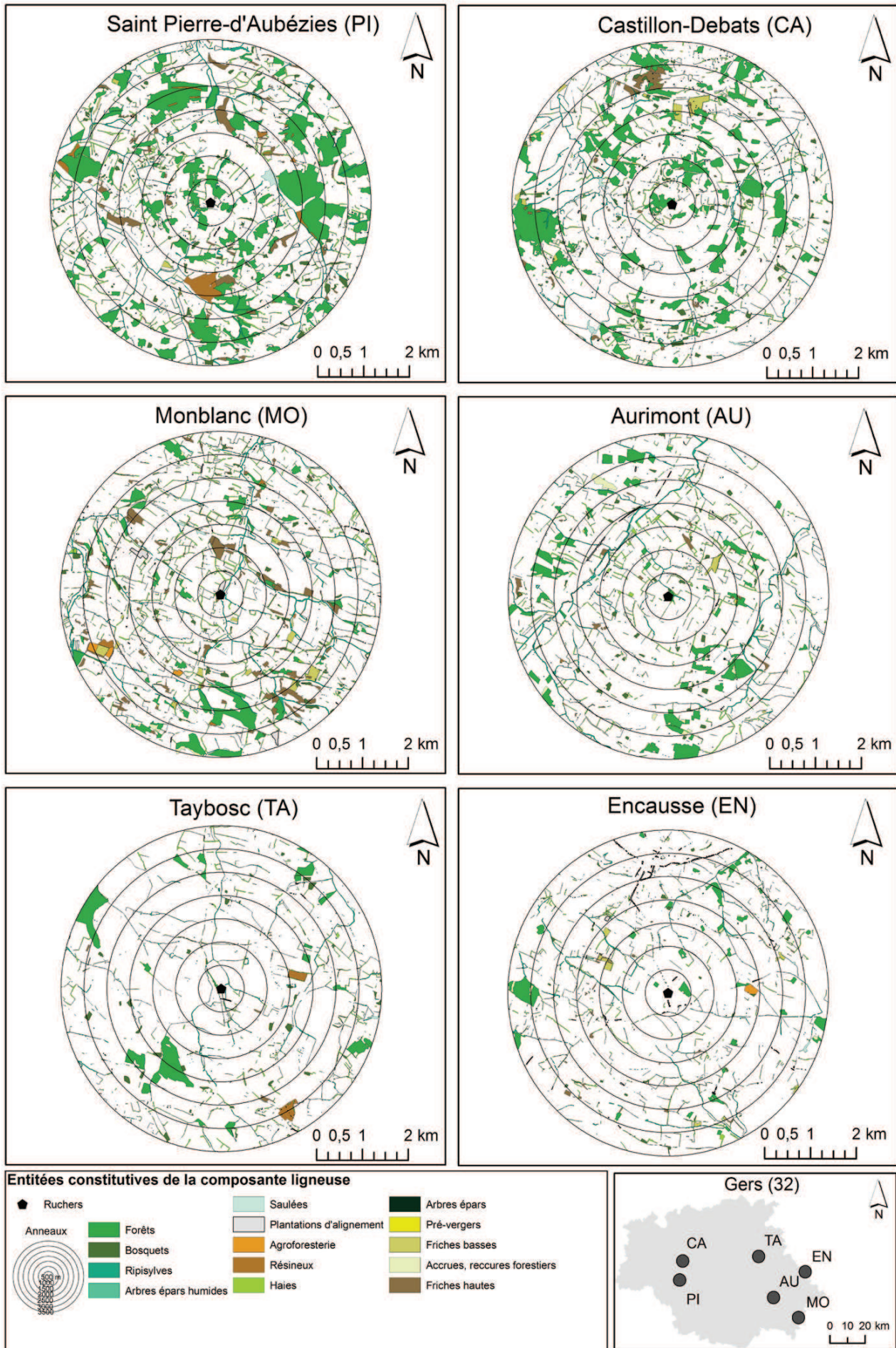


Figure 74 : Répartition spatiale de la composante ligneuse par site

Les autres postes d'occupation du sol représentent un taux de recouvrement global de la composante ligneuse compris entre 3 et 10 %. Ils incluent les plantations d'alignement, les parcelles agroforestières, les résineux, les arbres épars liés ou non aux milieux humides, les accrues et recrues forestières ainsi que les saulées. Leur présence connaît d'importantes variations selon les sites (Figure 73 ; Figure 74).

La sous-unité fonctionnelle que constitue la composante ligneuse, dispose d'une étendue maximale sur les sites fermés (PF) et minimale sur les sites ouverts (PO). Au-delà de l'étendue, cette composante se caractérise par une large diversité d'entités. Les forêts restent prédominantes. Les haies et ripisylves occupent une place secondaire proportionnellement plus importante sur les sites intermédiaires (PI) et ouverts (PO), que sur les sites fermés (PF). Forêts, haies et ripisylves représentent un pourcentage de ligneux relativement similaire entre les sites de même catégorie. La présence des autres éléments est davantage ponctuelle et aléatoire mais non moins importante pour l'apport de ressources trophiques.

3.1.2.4. Caractérisation de la disponibilité spatiale des unités et sous-unités fonctionnelles

En ne considérant que les composantes paysagères d'intérêt pour l'apport de ressources trophiques, on constate que le taux de recouvrement de l'unité fonctionnelle représente entre 97 et 98,5 % de la surface totale des sites (Figure 75).

En excluant les cultures d'intérêt secondaire que constituent essentiellement les prairies temporaires et les céréales, les zones de ressources trophiques ne recouvrent plus qu'entre 48 et 55 % de la surface des sites. Elles atteignent leur maximum sur les mosaïques paysagères PI (fermée) et MO (intermédiaire), et leur minimum sur EN (ouverte) et CA (fermée). Parallèlement, les éléments pérennes que sont les espaces verts non agricoles et la composante ligneuse, sont davantage disponibles sur les sites fermés (PF) qu'intermédiaires (PI) et ouverts (PO) (Figure 75).

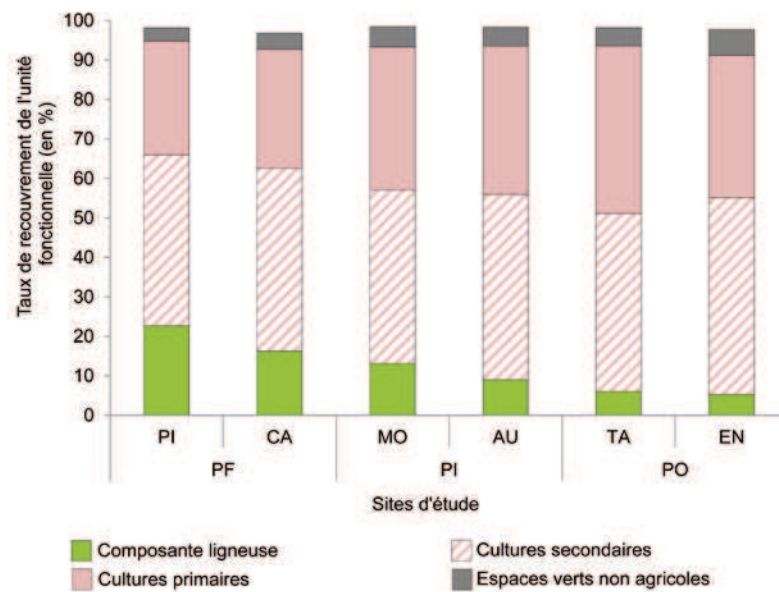


Figure 75 : Étendue et composition de l'unité fonctionnelle par site en 2010

Malgré les tendances observées ci-dessus, à l'échelle de la mosaïque paysagère, le taux de recouvrement des sous-unités fonctionnelles ne semble pas varier de manière significative entre les sites, les catégories de sites, voire entre les sites de même catégorie (Tableau 18.a et b.).

Seule une analyse du taux de recouvrement des sous-unités fonctionnelles à l'échelle des anneaux, permet de constater des différences significatives (Tableau 18.a et b.). Celles-ci sont particulièrement marquées entre les six sites et pour chacune des sous-unités. Ces différences se retrouvent également entre les sites de même catégorie. Pour les mosaïques paysagères fermées, ces différences concernent les surfaces cultivées et la composante ligneuse. Pour les sites intermédiaires (MO et AU) seule la disponibilité de la composante ligneuse varie, à l'inverse des sites ouverts pour lesquelles aucune différence significative n'est à observer.

a)

Échelles spatiales	Unités et sous-unités fonctionnelles	Inter-sites	Inter-catégories de sites
		<i>p-value</i>	<i>p-value</i>
Paysage	Espaces verts	0,927	0,557
	Surfaces cultivées	0,997	0,876
	Composante ligneuse	0,645	0,256
	Surface totale de l'unité fonctionnelle	0,931	0,550
Anneaux	Espaces verts	0,031	0,190
	Surfaces cultivées	0,000	0,000
	Composante ligneuse	0,000	0,000
	Surface totale de l'unité fonctionnelle	0,702	0,737

Test de Kruskal-Wallis

b)

Différences intra-catégories de sites	Paysage (<i>p-value exacte</i>)				Anneaux (<i>p-value exacte</i>)			
	Espaces verts	Surfaces cultivées	Composante ligneuse	Surface totale de l'unité fonctionnelle	Espaces verts	Surfaces cultivées	Composante ligneuse	Surface totale de l'unité fonctionnelle
PI-CA	0,700	0,902	0,830	0,825	0,165	0,038	0,011	0,535
MO-AU	1,000	0,902	0,488	0,744	0,902	0,128	0,001	0,383
TA-EN	1,000	0,945	0,616	0,879	0,073	0,318	0,710	0,535

Test U de Mann-Whitney

Tableau 16 : Différences du taux de recouvrement des unités et sous-unités fonctionnelles aux niveaux (a) inter-sites, (a et b) inter et intra-catégories de sites. Les valeurs en gras indiquent des différences significatives. Le seuil de significativité étant fixé à $\leq 0,05$, seule la *p-value* des tests de Kruskal-Wallis (a) et de Mann-Whitney (b) sont indiquées dans ces tableaux. Le détail des résultats est visible en annexe (Annexe 13).

Selon Merriam (1984 in Burel et Baudry, 2006), au-delà de la composition, la configuration spatiale de l'unité fonctionnelle contribue au conditionnement et à la survie des individus et des populations. Questionner le rôle de la composante ligneuse et ses impacts sur l'évolution des THV des colonies nous incite donc à appréhender l'arrangement spatial des zones ressources, préalablement identifiées comme tel.

3.2. Analyse de la configuration spatiale des zones ressources

L'étude de l'arrangement spatial des unités et sous-unités fonctionnelles nécessite la mobilisation de métriques paysagères empruntées à l'écologie du paysage. Décrites en détail au chapitre méthodologique, celles-ci concernent la

fragmentation, la surface moyenne, l'entremêlement, la diversité, l'agrégation, la complexité de la forme des taches⁷², la connectivité et la densité de lisière. Elles ont été appliquées à différentes échelles.

D'après les travaux de Kleijn *et al.* (2004), Tschardtke *et al.* (2005b), Le Féon (2010), ou encore Steffan-Dewenter *et al.* (2002), l'intérêt d'aménagements ou d'éléments paysagers en termes d'habitats ou de ressources trophiques pour des individus ou des populations est fortement influencé par le contexte dans lequel ils se situent. Il nous a donc semblé nécessaire d'appréhender la configuration spatiale des zones ressources à deux échelles :

- d'une part en prenant en compte l'ensemble des entités constitutives de l'unité fonctionnelle en 2010 et en 2011 (cultures, espaces verts agricoles et composante ligneuse). Seules les classes présentant un intérêt potentiel pour les colonies ont été retenues dans le calcul de ces indicateurs ;
- d'autre part, en ne considérant que la sous-unité fonctionnelle liée à la composante ligneuse.

Quelle que soit l'approche proposée, les métriques ont été calculées en prenant en compte la même étendue paysagère (un cercle de 3,5 km de rayon) et la même taille de grain (pixel de 5m²).

3.2.1. Caractérisation de la configuration spatiale de l'unité fonctionnelle

Les résultats issus de l'étude de la configuration spatiale de l'unité fonctionnelle nous ont permis de faire émerger cinq tendances intéressantes qu'il convient de présenter.

- D'après la figure 14, le pourcentage d'agrégation des zones ressources, bien que très élevé pour l'ensemble des mosaïques paysagères, atteint son maximum sur les sites ouverts (PO) soit 98 %. Cette tendance s'explique par une forte présence d'îlots de cultures liés aux classes 2 (> céréales mixtes et tournesol), 3 (> tournesol) et 4 (> prairies temporaires), très regroupées dans l'espace (Figure 71 ; Tableau 17). Les éléments pérennes qui incluent les espaces verts non agricoles et la composante ligneuse

⁷² Les taches font ici référence aux zones ressources : une haie, un bois, une parcelle cultivée etc.

disposent à l'inverse du plus faible taux d'agrégation soit 89 % pour TA et 88 % pour EN. Cette première tendance traduit une forte dispersion des zones de ressources pérennes dans le paysage, à l'inverse des surfaces cultivées.

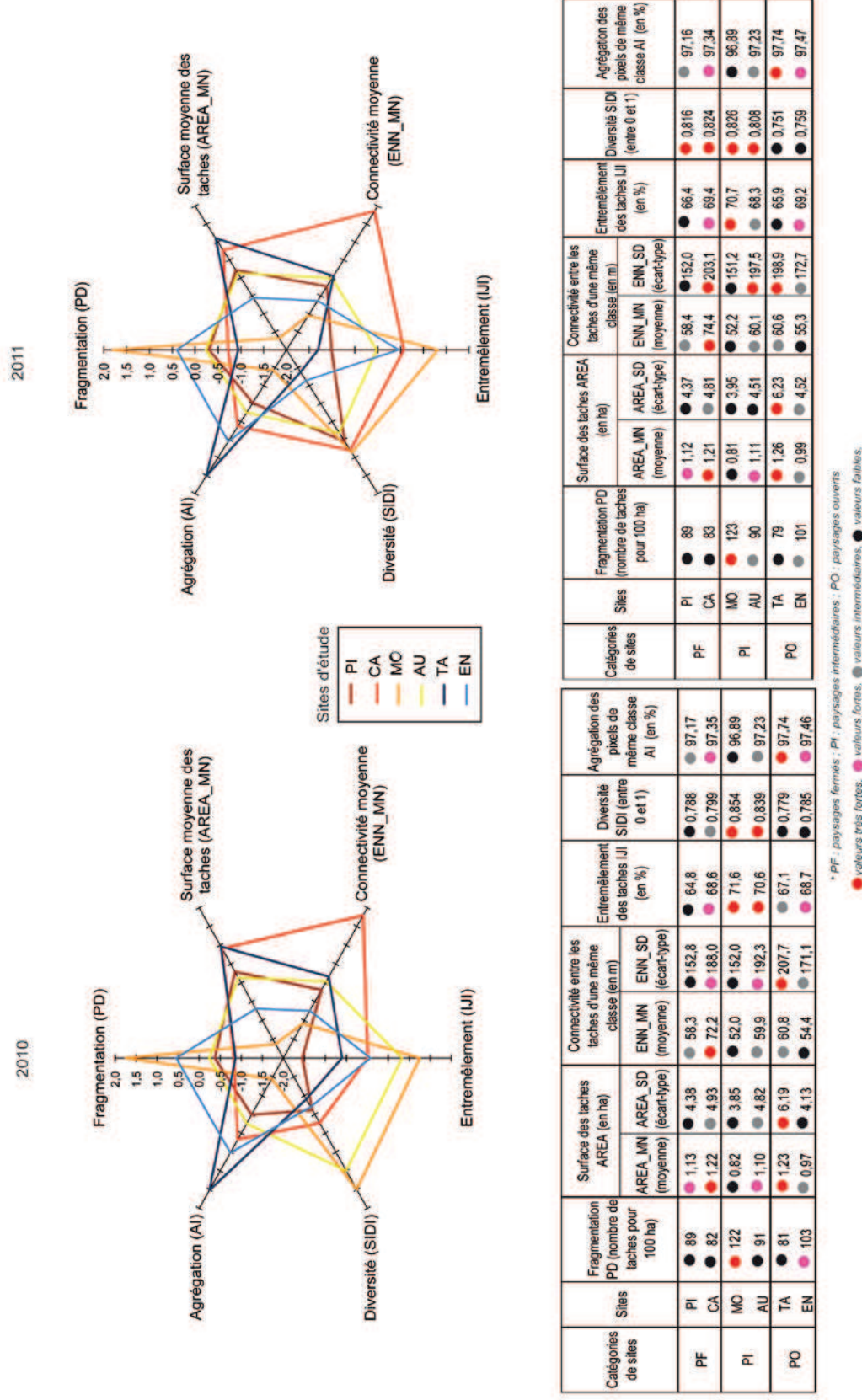


Figure 76 : Configuration spatiale des unités fonctionnelles par site et par an

- Concernant les sites intermédiaires MO et AU, on constate que ces derniers disposent des plus forts indices d'entremêlement et de diversité, à l'échelle de l'ensemble de l'unité fonctionnelle (Figure 76). Les surfaces cultivées contribuent le plus fortement aux valeurs de ces indices à l'inverse des éléments pérennes (Tableau 17). Alors que la diversité est maximale sur les deux sites, l'indice d'entremêlement des espaces pérennes est nettement inférieur sur le site AU (51 %).
- Une autre tendance intéressante à souligner concerne les sites CA (fermé) et TA (ouvert) situés à l'opposé l'un de l'autre en terme de gradient de présence de ligneux. En prenant en considération l'ensemble de l'unité fonctionnelle, on constate que ces deux types de mosaïques paysagères disposent du plus faible indice de connectivité (Figure 76). Sur CA, cette tendance semble essentiellement liée aux éléments pérennes distants en moyenne de 77 m (Tableau 17). Sur le site TA, celui-ci s'explique davantage par l'éloignement des îlots de cultures distants en moyenne de 52 m.
- Parallèlement, ces mêmes mosaïques paysagères disposent du plus faible indice de fragmentation de l'unité fonctionnelle (TA 81 taches et CA 82) et des surfaces moyennes de taches les plus importantes (environ 1,20 ha), (Figure 76). Cette tendance s'explique par la présence de nombreux îlots de cultures d'une surface moyenne importante aussi bien sur les sites CA (6 ha) que TA (7 ha) (Tableau 17). Les éléments pérennes sur le site CA contribuent également à la faible fragmentation de l'unité fonctionnelle. En effet, les mosaïques paysagères fermées dont CA, disposent du plus faible indice de fragmentation (CA 293 taches pour 100 ha ; PI 253) et des surfaces moyennes les plus importantes (CA 0,3 ha et PI 0,40 ha). Sur les mosaïques paysagères fermées, les espaces pérennes se caractérisent à l'inverse par une très forte fragmentation (TA 533 taches et EN 626) et une surface moyenne très faible, comprise entre 0,16 ha (EN) et 0,19 ha (TA).
- Le dernier aspect à souligner concerne le site intermédiaire MO pour lequel l'unité fonctionnelle est la plus fragmentée (122 taches pour

100 ha), les taches y sont les moins agrégées (97 %), mais aussi les plus entremêlées (72 %) et diversifiées (0,85 sur 1), (Figure 76). Les surfaces cultivées suivent les mêmes tendances que celles énoncées ci-dessus. À l'inverse, les espaces pérennes ne semblent pas contribuer de manière significative au niveau de fragmentation et de désagrégation de l'unité fonctionnelle. Ces derniers sont constitués d'un nombre de taches inférieur à celui observé sur les sites ouverts (TA 533 taches pour 100 ha et EN 626). Le pourcentage d'agrégation étant à l'inverse plus élevé sur le site MO (91 %) que sur les sites TA (89 %) et EN (88 %) (Tableau 17).

	Catégories de sites	Sites	Fragmentation PD (nombre de taches pour 100 ha)	Surface des taches AREA (en ha)		Connectivité entre les taches d'une même classe (en m)		Entremêlement des taches IJI (en %)	Diversité SIDI (entre 0 et 1)	Agrégation des pixels de même classe AI (en %)
				AREA_MN (moyenne)	AREA_SD (écart-type)	ENN_MN (moyenne)	ENN_SD (écart-type)			
Surfaces cultivées	PF	PI	● 17	● 5,72	● 8,42	● 42,7	● 175,2	● 48,6	● 0,622	● 98,44
		CA	● 16	● 6,10	● 10,58	● 39,8	● 115,1	● 80,2	● 0,682	● 98,65
	PI	MO	● 22	● 4,50	● 9,11	● 41,3	● 118,2	● 89,4	● 0,777	● 98,54
		AU	● 19	● 5,35	● 10,52	● 40,1	● 100,5	● 93,7	● 0,774	● 98,73
	PO	TA	● 14	● 6,91	● 14,20	● 52,3	● 200,3	● 85,0	● 0,714	● 99,04
		EN	● 23	● 4,35	● 8,52	● 34,0	● 144,3	● 78,9	● 0,720	● 98,83
Surfaces pérennes	PF	PI	● 253	● 0,40	● 2,65	● 60,9	● 149,3	● 58,2	● 0,696	● 94,21
		CA	● 293	● 0,34	● 1,83	● 77,9	● 197,1	● 63,4	● 0,727	● 93,13
	PI	MO	● 502	● 0,20	● 0,79	● 53,0	● 155,5	● 59,4	● 0,865	● 90,62
		AU	● 450	● 0,22	● 0,76	● 62,6	● 195,9	● 50,6	● 0,839	● 89,73
	PO	TA	● 533	● 0,19	● 1,10	● 62,5	● 205,2	● 44,3	● 0,823	● 88,77
		EN	● 626	● 0,16	● 0,57	● 59,2	● 175,9	● 54,0	● 0,773	● 88,43

* PF : paysages fermés ; PI : paysages intermédiaires ; PO : paysages ouverts

● valeurs très fortes, ● valeurs fortes, ● valeurs intermédiaires, ● valeurs faibles.

Tableau 17 : Configuration spatiale des surfaces cultivées et des surfaces pérennes

Malgré les tendances observées ci-dessus, à l'échelle de la mosaïque paysagère, la configuration spatiale de l'unité fonctionnelle ne semble pas varier de manière significative entre les sites, entre les catégories de sites voire au sein même de ces catégories, quelles que soient les métriques spatiales considérées (Tableau 18).

a)

Échelles spatiales d'analyse	Indicateurs paysagers	Différences entre sites (p-value)	Différences entre catégories de sites (p-value)
Paysage	PD	0,977	0,869
	AREA_MN	0,963	0,642
	ENN_MN	0,978	0,868
	IJI	0,070	0,027
	AI	0,990	0,912
Anneaux	PD	0,018	0,035
	AREA_MN	0,018	0,035
	ENN_MN	0,347	0,174
	IJI	0,038	0,007
	SIDI	0,002	0,000
	AI	0,000	0,000

Test de Kruskal-Wallis

b)

Différences intra-catégories de sites	Paysage (p-value exacte)					Anneaux (p-value exacte)					
	PD	AREA_MN	ENN_MN	IJI	AI	PD	AREA_MN	ENN_MN	IJI	SIDI	AI
PI-CA	0,696	0,924	0,629	0,129	0,958	0,710	0,710	0,165	0,209	0,710	0,535
MO-AU	0,874	0,792	0,794	0,416	0,696	0,017	0,017	0,456	0,456	0,165	0,209
TA-EN	0,557	0,845	0,862	0,407	0,679	0,128	0,128	0,383	0,805	0,535	0,318

Test U de Mann-Whitney

Tableau 18 : Variabilité de la configuration spatiale de l'unité fonctionnelle, aux niveaux (a) inter-sites, (a et b) inter et intra-catégories de sites. *Les valeurs en gras indiquent des différences significatives. Le seuil de significativité étant fixé à $\leq 0,05$. Dans ces tableaux, seule la p-value a été présentée. Le détail des résultats est visible en annexe (Annexe 15). Les tests ayant été réalisés à partir des sous-classes d'occupation du sol, l'indice de diversité n'a pu être pris en compte.*

Seule une analyse de la configuration spatiale de l'unité fonctionnelle à l'échelle des anneaux permet de constater des différences significatives. Ces différences semblent plus importantes entre les trois catégories de sites qu'entre les sites appartenant à la même catégorie. En effet, on constate des variations significatives entre les sites fermés (PF), intermédiaires (PI) et ouverts (PO) pour chacune des métriques paysagères présentées ci-dessus, à l'exception de l'indice de connectivité ENN MN. À l'inverse, entre les sites de même catégorie, seuls MO et AU varient fortement en terme de fragmentation de l'unité fonctionnelle et de surface moyenne des taches ou zones ressources (Tableau 18).

Les variations observées en terme de configuration spatiale de l'unité fonctionnelle posent la question de l'accessibilité des zones de ressources trophiques pour les butineuses. Qu'en est-il de la composante ligneuse ?

3.2.1.2. Caractérisation de la configuration spatiale de la composante ligneuse en 2010

D'après la figure figure 77, cinq grandes tendances émergent quant à l'étude de la configuration spatiale de la composante ligneuse.

- En ce qui concerne les mosaïques paysagères intermédiaires, le site MO se distingue du site AU. Sur le premier la composante ligneuse se caractérise par les plus forts indices d'entremêlement (71 %), de diversité (0,82) et de densité de lisière (80 m de lisière par hectare). Les tendances observées à l'échelle des ligneux correspondent à celles constatées à l'échelle de l'ensemble de l'unité fonctionnelle. À l'inverse, sur le site AU, la composante ligneuse se caractérise par un niveau de diversité (0,74) et d'entremêlement (65 %) bien moindre que celui constaté à l'échelle globale. Les tendances observées à l'échelle de l'unité fonctionnelle sont donc essentiellement liées à une forte diversité et un fort entremêlement des îlots de cultures plutôt que des espaces pérennes et ou des ligneux.
- Parallèlement à ce premier constat, on remarque que la composante ligneuse des sites fermés PI et CA dispose du plus faible indice de diversité (0,6). Cette tendance est essentiellement liée à la prédominance des espaces forestiers, générant une forme d'homogénéisation des ligneux (Figure 73). Concernant l'indice d'entremêlement et de densité de lisières, les deux sites semblent en opposition. Les taches de ligneux apparaissent très mélangées et plus hétérogènes sur CA que sur PI. Cependant, le site PI dispose après MO d'une très forte densité de lisière (54 m par hectare) potentiellement intéressante pour l'apport de ressources floristiques diversifiées.
- La figure 15 nous permet également de constater que les mosaïques paysagères fermées (PF) se caractérisent par un faible degré de fragmentation de la composante ligneuse (PI, 159 taches pour 100 ha contre 210 pour CA), des surfaces moyennes de taches de ligneux

importantes (entre 0,5 et 0,6 ha) et un fort indice d'agrégation de cette composante (entre 95 et 96 %). À l'inverse, les mosaïques paysagères ouvertes (PO) se caractérisent par un fort niveau de fragmentation de la composante ligneuse compris entre 420 et 554 taches pour 100 ha, une surface moyenne de taches relativement réduite (0,18 à 0,24 ha) et un faible niveau d'agrégation ($< 92,5$ %).

- Concernant la complexité de la forme des taches de ligneux, celle-ci paraît plus importante sur les sites intermédiaires PI (1,21) que sur les sites ouverts PO (1,20) ou fermés PF (1,18). Sur les premiers (PI), cette tendance traduit la présence importante de haies et de ripisylves à l'inverse des sites fermés largement dominés par des taches de formes simples telles que les forêts, les bois et les bosquets. Les sites ouverts se caractérisent par un mélange de formes simples et complexes telles que celles citées ci-dessus.
- Une dernière tendance importante à souligner, concerne le degré de connectivité des taches de ligneux. Celui-ci atteint son maximum sur les sites PI (fermé) et MO (intermédiaire). Il est minimal sur les sites AU (intermédiaire) et EN (ouvert).

Indicateurs paysagers	N Actifs	R de Spearman	t(N-2)	niv. p
Ligneux(%) / PD	6	-0,943	-5,659	0,005
Ligneux(%) / AREA_MN	6	0,943	5,659	0,005
Ligneux(%) / IJI	6	0,029	0,057	0,957
Ligneux(%) / SIDI	6	-0,543	-1,293	0,266
Ligneux(%) / AI	6	1,000		
Ligneux(%) / FRAC_MN	6	-0,429	-0,949	0,397
Ligneux(%) / ENN_MN	6	-0,714	-2,041	0,111
Ligneux(%) / ED	6	0,429	0,949	0,397

Test de corrélation R de Spearman

Tableau 19 : Étude des corrélations entre le pourcentage de ligneux et les indicateurs paysagers. Le seuil de significativité du test a été fixé à $p \leq 0,05$, les corrélations significatives étant indiquées en gras.

Finalement, le tableau 7 nous permet de constater que plus le pourcentage de ligneux est élevé, plus cette composante apparaît agrégée, peu fragmentée et plus la surface moyenne des taches est importante.

a)

Échelles spatiales d'analyse	Indicateurs paysagers	Différences entre sites (p-value)	Différences entre catégories de sites (p-value)
Paysage	PD	0,767	0,412
	AREA_MN	0,843	0,462
	IJI	0,107	0,115
	AI	0,918	0,579
	FRAC_MN	0,889	0,822
	ENN_MN	0,724	0,493
	ED	0,496	0,295
Anneaux	PD	0,000	0,000
	AREA_MN	0,000	0,000
	IJI	0,005	0,002
	SIDI	0,000	0,000
	AI	0,000	0,000
	FRAC_MN	0,002	0,000
	ENN_MN	0,204	0,613
	ED	0,011	0,015

Test de Kruskal-Wallis

b)

	Paysage (p-value exacte)							Anneaux (p-value exacte)							
Différences intra-catégories de sites	PD	AREA_MN	IJI	AI	FRAC_MN	ENN_MN	ED	PD	AREA_MN	IJI	SIDI	AI	FRAC_MN	ENN_MN	ED
PI-CA	0,503	0,769	0,186	0,852	0,650	0,291	0,810	0,165	0,165	0,097	0,902	0,128	0,053	0,318	0,318
MO-AU	0,852	0,470	0,205	0,538	0,979	0,769	0,320	0,710	0,710	0,259	0,038	1,000	1,000	0,535	0,011
TA-EN	0,689	0,894	0,205	0,979	0,406	0,976	0,320	0,383	0,383	0,383	0,165	0,902	0,902	1,000	0,038

Test U de Mann-Whitney

Tableau 20 : Variabilité de la configuration spatiale de la composante ligneuse aux niveaux (a) inter-sites, (a et b) inter et intra-catégories de sites. Les valeurs en gras indiquent une différence significative. Le seuil de significativité étant fixé à $\leq 0,05$. Dans ces tableaux, seules la p-value a été indiquée. Le détail des résultats est visible en annexe (Annexe 15). Les tests ayant été réalisés à partir des sous-classes d'occupation du sol, que regroupe le premier niveau de la typologie, l'indice de diversité n'a pu être pris en compte.

Malgré les tendances observées ci-dessus, à l'échelle de la mosaïque paysagère, la configuration spatiale de la composante ligneuse ne semble pas varier de manière significative entre les sites, entre les catégories de sites voire au sein même de ces catégories et ce quels que soient les indicateurs paysagers

considérés (Tableau 20). Seule une analyse de la configuration spatiale à l'échelle des anneaux permet de constater des différences significatives.

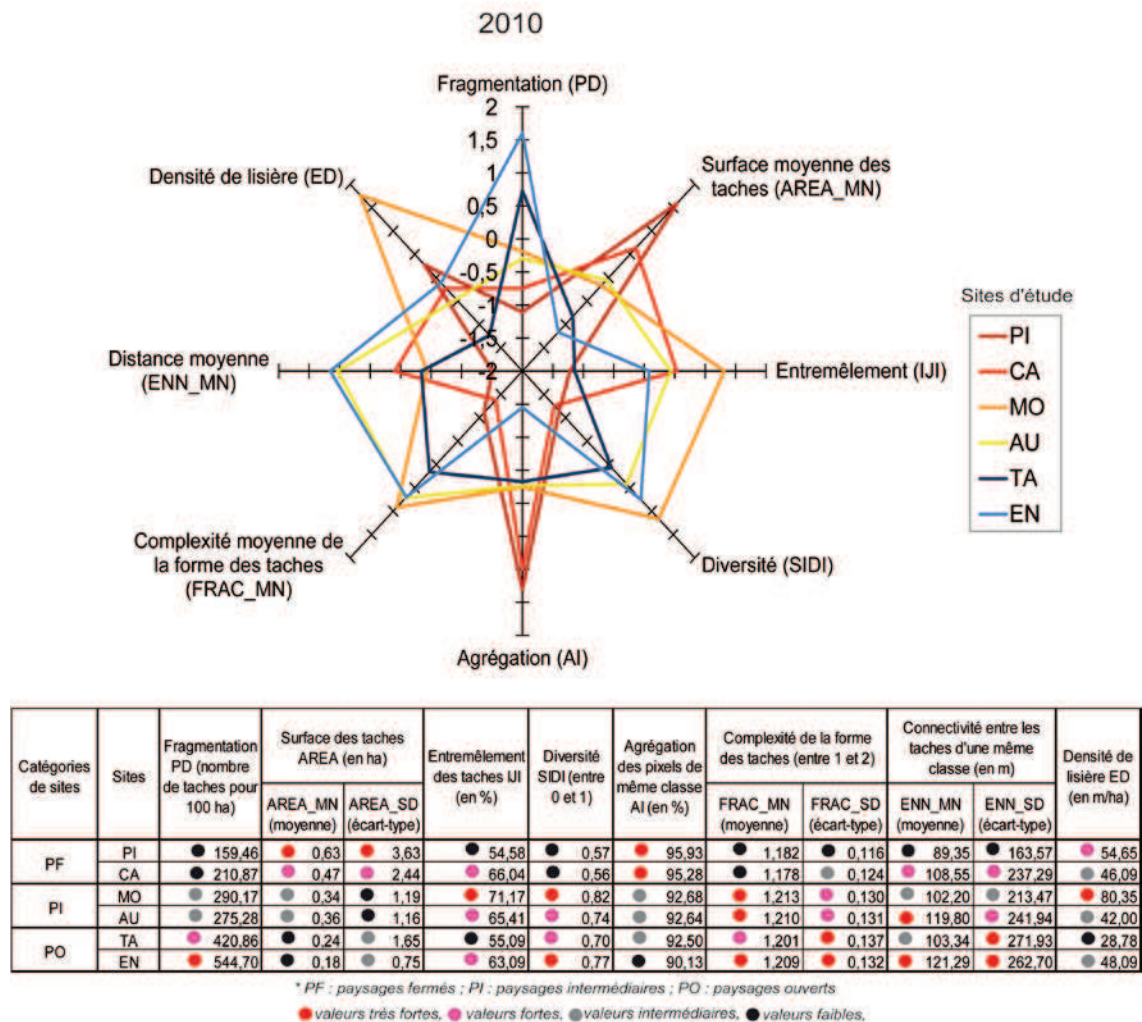


Figure 77 : Configuration spatiale de la composante ligneuse par site, en 2010

Ces différences semblent plus importantes entre les trois catégories de sites qu'entre les sites appartenant à la même catégorie. En effet, on constate des variations significatives entre les sites fermés (PF), intermédiaires (PI) et ouverts (PO) pour chacune des métriques paysagères présentées ci-dessus, à l'exception de l'indice de connectivité ENN MN. À l'inverse, entre les sites de même catégorie seuls trois indicateurs divergent. Les sites MO et AU (intermédiaires) varient fortement en terme de diversité (SIDI) et de densité de lisière (ED). Les sites TA et EN (ouverts) se distinguent par la densité de lisière (ED), (Tableau 20).

3.3. Discussion

L'objectif de ce chapitre consistait à appréhender et à comparer la disponibilité et l'accessibilité des zones de ressources trophiques entre trois types de mosaïques paysagères (fermées, intermédiaires et ouvertes), en partant de l'hypothèse selon laquelle : plus la composante ligneuse est abondante, hétérogène, peu fragmentée et fortement connectée, plus la ressource trophique disponible à l'échelle de la mosaïque paysagère est importante et pérenne dans le temps et dans l'espace. Seule la première partie de cette hypothèse a été abordée.

3.3.1. Quels impacts de la composition des mosaïques paysagères sur la disponibilité des zones de ressources trophiques ?

Les résultats obtenus nous permettent de constater un fort taux de recouvrement de l'unité fonctionnelle au sein des sites fermés, intermédiaires et ouverts. À l'échelle de la mosaïque paysagère, la disponibilité des zones de ressources trophiques ne semble pas varier de manière significative entre les sites ou catégories de sites (Tableau 16). Seule une approche à l'échelle des anneaux et des sous-unités fonctionnelles nous permet de constater des différences inter-sites, inter et intra-catégories de sites, importantes (Tableau 16).

Parmi les sous-unités, la composante ligneuse et les espaces verts constituent des zones de ressources trophiques pérennes (Burel *et al.*, 2008 ; Odoux *et al.*, 2012 ; Requier, 2013 ; Decourtye *et al.*, 2010). Cumulés, ils occupent un maximum de surfaces au sein des mosaïques paysagères fermées (PF) soit entre 20 et 26 %, à l'inverse des mosaïques ouvertes (PO), pour lesquels ils ne représentent plus que 11 à 12 % (Figure 75). À l'exception du site EN, les ligneux représentent plus de 50 % de ces surfaces (Figure 72).

Selon nombre d'auteurs, en milieu agricole tempéré, les espaces pérennes naturels et semi-naturels représentent des zones ressources stratégiques pour les pollinisateurs (Decourtye *et al.*, 2010). Du point de vue des colonies d'abeilles domestiques (*Apis mellifera* L.), ils permettent de réduire les distances de butinage pour la collecte de pollen soit de diminuer les dépenses d'énergie, notamment durant la première période de disette en Juin (Steffan-Dewenter et Kuhn, 2003)

Parmi ces espaces, la composante ligneuse occupe une place prépondérante. En zone de céréaliculture, elle contribue à un apport de pollen conséquent pour les colonies de l'ordre de 32 % (Odoux *et al.*, 2012). Elle permet également d'influencer positivement la taille de la population notamment après la floraison du colza (Odoux *et al.*, 2014 ; Requier, 2013). Enfin, la combinaison de plusieurs strates de végétation, notamment en lisières de forêts, dans les haies, les ripisylves et les friches, permet d'offrir des ressources diversifiées (Bailey *et al.*, 2014) et favorise un échelonnement des floraisons tout au long de la saison (Guerriat, 1999). Bien que les ligneux semblent occuper une place stratégique pour les colonies en milieu agricole tempéré, la contribution dans l'apport de ressources trophique de chacune des composantes qui les constituent reste encore mal connue. Les espaces verts, second type d'entité pérenne à l'échelle du paysage agricole, se concentrent essentiellement sur les sites ouverts (PO). Leur intérêt trophique semble beaucoup plus contrasté. D'après les travaux d'Odoux *et al.* (2012) ou Requier (2013), les jardins restent mobilisés de façon très marginale par les butineuses tout au long de la saison pour la collecte de pollen. Des tendances inverses ont été constatées en milieu urbain (Loublier, 2010). Les chemins, talus, fossés et bords de route ont été d'avantage étudiés pour les pollinisateurs sauvages, pour lesquels ils constituent entre autre, des zones refuges et corridors stratégiques (Le Féon, 2010 ; Hopwood, 2008). D'avantages remaniés que la composante ligneuse, leur intérêt vis-à-vis des colonies semble plus mitigé.

Parallèlement, les surfaces cultivées restent l'élément paysager prédominant quels que soient les sites d'étude. Leur taux de recouvrement maximal s'observent sur les sites ouverts (PO) pour lesquelles elles occupent plus de 70 % de la surface. Leur intérêt pour l'apport de ressources trophiques semble très variable selon les types de cultures (Decourtye *et al.*, 2010). Les oléagineux, dont le colza (*Brassica sp.*) et le tournesol (*Helianthus annuus*) prédominants sur les sites intermédiaires (PI) et ouverts (PO) (Annexe 11), offrent d'importantes ressources polliniques et nectarifères aux colonies, respectivement au printemps et en été (Odoux *et al.*, 2012 ; 2004 ; Charriere *et al.*, 2010). Les surfaces prairiales notamment temporaires sont majoritaires sur les sites fermés (PF), (Figure 68 ; Annexe 11). Leur potentiel trophique pour les pollinisateurs semble

semble aussi très contrasté. L'intensification de leur mode de gestion se traduit par une homogénéisation des ressources floristiques avec une nette prédominance des graminées (*Poaceae*) *a priori* de faible intérêt pour les colonies (Plantureux *et al.*, 2005 ; Davaine, 2012 ; 2013). Cependant, selon Le Féon (2010), l'absence d'utilisation d'herbicides et le faible apport de fertilisants permettent l'essor d'une flore plus riche en bordure de parcelle. Pour autant, les travaux d'Odoux *et al.* (2012) menés en zone de céréaliculture intensive dans l'ouest de la France montrent une très faible mobilisation de ces surfaces pour la collecte de pollen. Cette mobilisation se situe essentiellement en dehors des pleines périodes de floraison des ligneux et des cultures, au début du printemps. Les ressources disponibles en bordure ou au centre des surfaces prairiales ne semblent pas suffisantes pour répondre au critère de « *profitabilité énergétique* » mis en œuvre par les butineuses dans le choix des zones ressources (Seeley 1995 ; Seeley *et al.*, 1991). On suppose que l'absence d'intérêt des prairies peut être légèrement compensé par la présence de deux types de céréales que sont le maïs (*Zea mays*) et le sorgho (*Sorghum sp.*) et d'une protéagineuse la féverole (*Vicia faba*). Prédominantes sur les sites fermés (PF), (Annexe 11), elles semblent fortement mobilisées pour la collecte de pollen voire également de nectar (*Vicia faba*), (Odoux *et al.*, *op. cit.* ; Odoux *et al.*, 2004 ; Charriere *et al.*, 2010 ; Requier, 2013 ; Decourtye *et al.*, 2010). Le restant des surfaces cultivées est majoritairement dominé par les céréales. Leur taux de recouvrement est prédominant sur les sites intermédiaires (PI) et ouverts (PO) (Figure 68). Anémogames, les céréales ne semblent pas présenter d'intérêt particulier pour les colonies (Requier, *op. cit.*). Seules les adventices associées tel que le coquelicot (*Papaver Rhoeas*, *Veronica sp.*) semblent recherchées, en particulier pour le pollen (Odoux *et al.*, 2012 ; Requier, *op. cit.*). Cependant, leur présence reste très dépendante des pratiques agricoles mises en œuvre à l'échelle de la parcelle (Cirujeda *et al.*, 2003 ; Fried *et al.*, 2009).

In fine, seule une partie des cultures jouent un rôle central dans l'apport de ressources trophiques aux colonies. Celles-ci recouvrent un maximum de surfaces sur les sites intermédiaires (PI) et ouverts (PO) (Figure 75). Cependant, leurs courtes durées de floraison et l'usage important de produits phytosanitaires associés implique de forts risques de disette et d'intoxication, pouvant impacter

l'immunocompétence, la dynamique de développement voire la survie même des colonies (Alaux, 2010 ; Requier, 2013 ; Alston *et al.*, 2007 ; Brittain *et al.*, 2011). À l'inverse les espaces pérennes dont la composante ligneuse, majoritairement représentés sur les sites fermés (PF) (Figure 75) semblent offrir des ressources alternatives importantes et relativement diversifiées. Nous émettons donc l'hypothèse selon laquelle, du point de vue de la composition, les mosaïques paysagères fermées permettent de mieux répondre aux besoins alimentaires des colonies tout au long de la saison y compris lors des périodes de disettes. Nous tenterons de confirmer ou infirmer cette hypothèse au cours des chapitres suivants.

3.3.2. Quelle accessibilité spatiale des zones de ressources trophiques ?

Parallèlement à la composition, plusieurs études ont montré l'influence de la configuration spatiale des mosaïques paysagères et notamment l'impact de la fragmentation des habitats favorables, sur le maintien des populations (Burel *et al.*, 2008, Andrèn, 1994 ; Chust *et al.*, 2003.a). Selon Burel *et al.* (2008) la réponse de la biodiversité à la fragmentation n'est pas linéaire et certains seuils peuvent entraîner l'extinction des populations (Fahrig, 2003). Plusieurs études suggèrent un effet apparent de cette fragmentation lorsque l'habitat favorable est peu présent à l'échelle paysagère, soit inférieur à un seuil de 20-30 % (Fahrig, 1998 ; Flather et Bevers, 2002). D'après Winfree *et al.* (2009), la perte et la fragmentation des habitats semi-naturels sont les principaux facteurs anthropiques du déclin des populations d'abeilles sauvages. Du point de vue de l'abeille domestique (*Apis mellifera carnica*), Steffan-Dewenter et Kuhn (2003) ont montré que les distances de butinage sont affectées par la structure du paysage et la nature de l'habitat dominant. La forte présence d'espaces semi-naturels dans des paysages complexes, fragmentés, composés de taches de petites surfaces permet une réduction des distances de butinage pour la collecte de pollen et ainsi une moindre dépense d'énergie (Steffan-Dewenter et Kuhn, 2003). Ces tendances s'avèrent encore plus marquées en période de disette (Steffan-Dewenter et Kuhn, 2003).

Dans le cadre de cette recherche, nous avons pu constater que l'arrangement spatial de l'unité fonctionnelle lié aux mosaïques paysagères fermées (PF) se

caractérise par des taches de zones ressources de grande taille, agrégées, moyennement entremêlées, peu fragmentées et peu diversifiées (Figure 76). Ces tendances se confirment à l'échelle de la composante ligneuse pour laquelle les taches sont de forme simple, faiblement entremêlées, de surface moyenne importante et la densité de lisière élevée (Figure 77). On suppose que la configuration spatiale des unités et sous-unités fonctionnelles sur les sites fermés favorise la présence de grandes masses florales tout au long de la saison à proximité du rucher. Cette présence permettrait aux butineuses de répondre au critère de profitabilité énergétique et de réduire les distances à parcourir pour la collecte de pollen (Visscher et Seeley, 1982 ; Steffan-Dewenter et Kuhn, 2003 ; Dornhaus et Chittka, 2004 ; Dyer, 2002). De plus la faible fragmentation des ligneux, leur fort taux de recouvrement et la présence élevée de lisière nous laisse présupposer du rôle compensatoire de ces derniers face au manque de diversité des milieux et aux périodes de disette (Requier, 2013 ; Odoux *et al.*, 2014).

Sur les sites intermédiaires (PI), la configuration spatiale de l'unité fonctionnelle apparaît fortement entremêlée et diversifiée (Figure 76). Le degré de connectivité y est relativement faible. À l'échelle des anneaux, la surface moyenne des taches et le niveau de fragmentation varient de manière significative entre les sites (Tableau 18). L'unité fonctionnelle liée à la mosaïque paysagère MO apparaît plus fragmentée, et sous forme de taches de plus petites surfaces, que sur le site AU. À l'échelle de la composante ligneuse, des différences importantes sont également à constater. Bien que celle-ci soit fragmentée, peu agrégée et composée de taches de petite taille, de forme complexe sur les deux sites, la mosaïque paysagère MO se distingue par une plus grande diversité, densité de lisière et un plus fort entremêlement des taches (Figure 77). À l'échelle des anneaux, seuls les indices de diversité et de densité de lisière diffèrent de manière significative (Tableau 20). Cette configuration spatiale nous amène à supposer que les butineuses situées sur les sites intermédiaires, évoluent dans un contexte paysager plus hétérogène et ont accès à une plus grande diversité de zones ressources en un même point de l'espace (Burel *et al.*, 2008 ; Freemark *et al.*, 2002). Cette diversité s'avère nécessaire pour permettre le développement physiologique des colonies (Di Pasquale *et al.*, 2013 ; Bruneau, 2006). Malgré

l'hétérogénéité de l'unité fonctionnelle les espaces pérennes, dont les ligneux, apparaissent relativement fragmentés et peu connectés (Tableau 17 ; Figure 77). De plus leur taux de recouvrement, situé en deçà du seuil de 20 à 30 % évoqué précédemment, nous amène à supposer que les colonies auront plus de difficultés à compenser le manque de ressources lors des périodes de disette (Fahrig, 1998 ; Flather et Bevers, 2002). Toutefois, sur le site MO, la plus forte densité de lisière et connectivité entre les taches de ligneux nous laisse supposer une meilleure accessibilité des zones ressources et une plus grande diversité floristique que sur le site AU (Fahrig et Merriam, 1985 ; Lindborg et Eriksson, 2004).

Enfin, l'unité fonctionnelle liée aux mosaïques paysagères ouvertes (PO) se caractérise par une forte agrégation et une faible diversité de taches (Figure 76). Les espaces pérennes, et plus particulièrement la composante ligneuse, suivent les mêmes tendances entre les deux sites (Tableau 20). Ces sous unités apparaissent très fragmentées, en petites unités peu agrégées, faiblement entremêlées et connectées. À l'inverse, l'arrangement spatial des cultures diverge fortement. Le site TA se caractérise par des taches de grande taille, peu connectées et faiblement fragmentées, à l'opposé du site EN (Tableau 17). La configuration spatiale des unités et sous-unités fonctionnelles nous amène à supposer que les colonies situées sur le site TA ont plus facilement accès aux ressources cultivées que sur le site EN. Toutefois, cet accès reste très restreint dans le temps, du fait des courtes durées de floraison des cultures oléagineuses et protéagineuses (Decourtye *et al.*, 2010). Par ailleurs, au vu de l'arrangement spatial et du faible taux de recouvrement des ligneux ($< 20\%$), nous supposons que les colonies situées en contexte paysager ouvert sont davantage sujettes aux périodes de disettes. De même, nous émettons l'hypothèse selon laquelle les butineuses ont accès à une moins grande diversité de ressources floristiques et sont contraintes de parcourir plus de distances pour la collecte de pollen voire de nectar (Steffan-Dewenter *et al.*, 2003).

3.3.3. Apports et limites de cette approche

Bien que l'organisation spatiale du paysage ait des répercussions importantes sur le développement et le maintien des individus et des populations (Merriam, 1984 et Merriam, 1989 *in* Burel et Baudry, 2006), à notre connaissance, aucune

étude portant sur les interactions abeille domestique / paysage agricole, ne propose de réelle analyse de la configuration spatiale des unités et sous-unités fonctionnelles. L'essentiel des recherches menées actuellement se limitent à une quantification et à une caractérisation des formes d'occupation du sol appréhendées en tant que zones ressources (Requier, 2013 ; Odoux *et al.*, 2012 ; Steffan-Dewenter et Kuhn, 2003 ; Steffan-Dewenter *et al.*, 2002). La prise en compte de la configuration spatiale ne se traduit généralement que par une analyse des distances ressources / rucher et / ou une caractérisation de la taille moyenne des taches (Requier, 2013 ; Steffan-Dewenter et Kuhn, *op. cit.* ; Steffan-Dewenter *et al.*, *op. cit.* ; Beekman et Ratnieks, 2000 ; Seeley, 1995). Face à l'intérêt d'une telle approche, plusieurs apports et limites sont à souligner quant à la méthodologie employée.

L'échelle spatiale d'interaction de l'abeille domestique avec les zones ressources étant relativement fine, nous avons fait le choix d'appréhender le paysage de façon la plus précise possible. Pour ce faire, la taille du grain ou résolution des pixels a été fixée à 5 m². Au niveau le plus fin de la typologie (niveau 5), 55 classes d'occupation du sol ont été identifiées et cartographiées. Le choix d'une telle échelle d'analyse nous a permis de caractériser et de comprendre avec précision l'organisation spatiale des mosaïques paysagères et de la composante ligneuse, ce qu'aucune étude ne propose à ce jour. Habituellement, seuls une dizaine de postes d'occupation du sol sont pris en considération (Odoux *et al.*, *op. cit.* ; Steffan-Dewenter *et al.*, *op. cit.*). Toutefois, ce niveau de détail rend parfois complexe le traitement des données, obligeant à effectuer des regroupements importants entre les classes. De plus, celui-ci ne correspond pas toujours au niveau de précision des informations obtenues via l'étude des THV des colonies, tel que nous le verrons ultérieurement.

Parallèlement, afin de mieux comprendre les relations des butineuses à l'espace (leur échelle de déplacement étant en moyenne de 3 km), nous avons fait le choix d'étudier le paysage dans sa globalité et de façon « *compartimentée* » via une approche par anneau. Couramment utilisée dans les travaux similaires, cette méthode permet également une meilleure analyse de la répartition spatiale des zones ressources (Requier, 2013 ; Steffan-Dewenter *et al.*, *op. cit.* ; Beekman et Ratnieks, *op. cit.* ; Visscher et Seeley 1982).

Enfin, dans la perspective d'une meilleure compréhension de l'organisation du paysage et plus spécifiquement des zones ressources, nous avons fait le choix de mobiliser des indicateurs spatiaux issus de l'écologie du paysage. L'approche semi-quantitative qu'ils permettent facilite la comparaison entre plusieurs types de mosaïques ou sites. Cependant, leur mobilisation comporte un certain nombre de limites. Ces indicateurs s'avèrent pour certains très redondants et pas toujours faciles à interpréter (Cushman *et al.*, 2008). Afin de simplifier l'analyse, plusieurs auteurs ont fait le choix de ne mobiliser qu'un seul indicateur d'hétérogénéité, permettant de rendre compte de la structure globale du paysage et facilitant les comparaisons entre différents types de structures paysagères (Burel et Baudry, 2006 ; Gaucherel, 2009). Cependant, ce dernier nous semblant trop restrictif pour appréhender la configuration spatiale des zones ressources, nous avons fait le choix de mobiliser plusieurs métriques complémentaires, complexifiant de fait, l'interprétation des résultats. Au-delà du nombre d'indicateurs les difficultés d'interprétation résultent :

- des méthodes mises en œuvre lors de la constitution des bases de données spatiales ;
- de l'approche des cultures à l'échelle des ilots et non de la parcelle ;
- de la présence d'éléments rares ou surabondants dans le paysage, pouvant générer des biais importants.

Malgré les limites de cette approche à l'interface entre écologie du paysage et géographie, l'étude de la disponibilité spatiale et de l'accessibilité des zones de ressources trophiques nous a permis d'appréhender la pertinence de différents « modèles » paysagers au regard des besoins alimentaires des colonies.

Conclusion

Les résultats obtenus nous amènent à considérer les unités et sous-unités fonctionnelles disponibles au sein des mosaïques paysagères fermées (PF) comme les plus adaptées pour répondre aux besoins alimentaires des colonies et permettre une meilleure résilience de celles-ci face aux périodes de disette. Sur les sites intermédiaires le niveau d'hétérogénéité et de diversité des zones

ressources semble intéressant pour répondre aux besoins nutritionnels « qualitatifs » des colonies. Cependant, le taux de recouvrement des ligneux étant relativement faible, nous supposons celui-ci insuffisant pour permettre une compensation du manque de ressources en dehors des floraisons des grandes cultures. Enfin, sur les sites ouverts (PO), on suppose que la forte présence de cultures oléagineuses permet un apport conséquent de ressources, faiblement diversifiées et concentrées sur une courte période de la saison. Parallèlement, la composante ligneuse étant très peu présente ($< 10\%$), nous émettons l'hypothèse selon laquelle les colonies sont extrêmement dépendantes des surfaces cultivées et fortement impactées par les périodes de disette.

À travers les chapitres suivants, nous tenterons de confirmer ou d'infirmer les hypothèses émises ci-dessus

Chapitre 4 : Étude de la disponibilité spatio-temporelle des ressources floristiques nectarifères et pollinifères en contexte paysager agricole gersoïs

Introduction

Au cours du chapitre précédent, nous avons identifié les éléments paysagers pouvant offrir des ressources trophiques. L'ensemble de ces éléments constitue les unités et sous-unités fonctionnelles mobilisables par les butineuses, pour répondre aux besoins alimentaires de la colonie et permettre son développement. Afin d'appréhender plus finement leur contribution et de mieux comprendre l'intérêt de la composante ligneuse, il convient d'identifier les espèces floristiques pollinifères et ou nectarifères réellement disponibles ainsi que leur évolution phénologique. Ces espèces ont été identifiées au cours d'un inventaire botanique réalisé sur chacun des six sites d'étude au moyen d'une procédure d'échantillonnage stratifiée aléatoire, avec équité des strates. Un total de 158 placettes a été observé. Parallèlement, un suivi phénologique des placettes a été réalisé sur une durée de neuf mois entre le 1^{er} Mars et le 31 Octobre 2012.

L'analyse des données floristiques présentée ci-dessous ne prend en considération que les espèces disposant d'un intérêt pollinifère, nectarifère, ou permettant la collecte de miellat et ou de propolis. Ces espèces ont été identifiées en aval du terrain, à l'aide de plusieurs références bibliographiques et travaux scientifiques ayant été réalisés sur le sujet (Briane, 1993, Janssens *et al.*, 2006 ; Koltowski, 2006; Odoux *et al.*, 2012; Bonnier, 1986 ; Rameau *et al.*, 2009 ; Odoux *et al.*, 2005 ; Requier, 2013 ; Silberfeld et Reeb, 2013).

Les sites ayant été choisis dans des conditions floristiques, pédologiques, climatiques et géomorphologiques homogènes, l'approche analytique adoptée vise non pas à caractériser les différences inter-sites ou inter-catégories de sites, mais plutôt à appréhender les ressources floristiques disponibles à l'échelle globale des six mosaïques paysagères et des trois sous-unités fonctionnelles identifiées précédemment. Seule la mobilisation de l'indicateur de Potentiel de Production de Miel (dit PPM), doit nous permettre d'établir de telles comparaisons. Parallèlement, afin d'étudier la phénologie des ressources

nectarifères et pollinifères identifiées, nous avons fait le choix de nous appuyer sur les cinq phénophases identifiées et ou mobilisées par Briane (1993), Béguin (1994) ou encore Guerriat (2000). Ce découpage de la saison en plusieurs sous-périodes se base sur le rythme de développement des colonies, ce rythme étant lui-même étroitement lié à l'évolution des floraisons. Cette approche doit nous permettre à terme d'établir des comparaisons entre la dynamique spatio-temporelle des espèces nectarifères et pollinifères disponibles dans le paysage, et les différents stades de développement des THV des colonies.

4.1. Caractérisation des ressources floristiques nectarifères et ou pollinifères

Dans un premier temps nous avons fait le choix d'appréhender les espèces nectarifères et pollinifères de façon globale en questionnant leur fréquence, leur taux de recouvrement respectif ainsi que leur phénologie. L'objectif consiste à réaliser un premier bilan des espèces trophiques disponibles en contexte paysager agricole gersoïs.

4.1.1. Bilan des ressources floristiques inventoriées

Afin de répondre au critère de profitabilité énergétique (Seeley, 1995) mais également dans le but de couvrir l'ensemble de ses besoins nutritionnels, l'abeille domestique nécessite une richesse et une abondance d'espèces nectarifères et pollinifères minimale à l'échelle paysagère. Il convient donc d'établir un premier bilan des espèces inventoriées.

4.1.1.1. Caractérisation de la richesse spécifique

La richesse spécifique observée à l'échelle des 158 placettes regroupe 270 taxons répartis entre 65 familles. Parmi ces taxons 74 % (200) présentent un intérêt trophique pour l'abeille domestique (*Apis mellifera* L.) (Figure 78). Toutes les espèces inventoriées peuvent être mobilisées pour le pollen, 151 pour le nectar, 148 pour les deux. 19 taxons présentent un intérêt pour le miellat et 9 pour la propolis (Annexe 16). Ces différents taxons se répartissent entre 62 familles, dont 56 % sur les 10 premières dont en particulier les *Asteraceae*, les *Rosaceae* et les *Fabaceae* (Figure 78).

Le cycle de vie de ces espèces est essentiellement de type pérenne, pour 74 % d'entre elles. Seules 17 % sont annuelles et 4 % bisannuelles. 70 % de ces espèces sont herbacées (produisant peu de lignine) et 30 % ligneuses (Annexe 16).

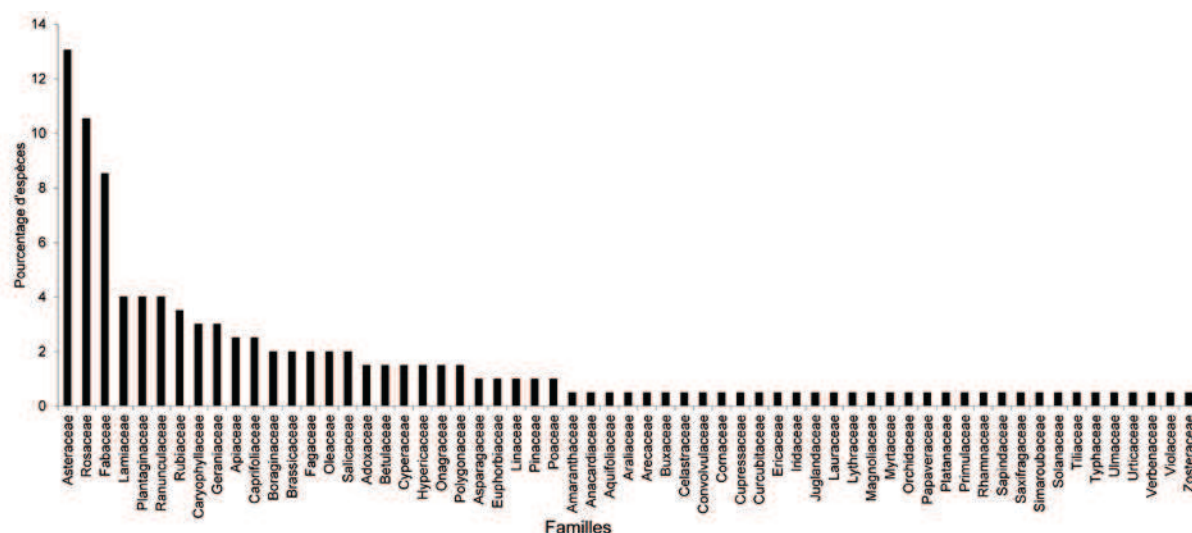


Figure 78 : Répartition des taxons d'intérêt nectarifère et pollinifère par famille

4.1.1.2. Caractérisation des conditions écologiques optimales des espèces

Afin de définir les principales caractéristiques écologiques (optimales) des espèces d'intérêt pollinifères et ou nectarifères identifiées, nous nous sommes appuyés sur les valeurs extraites de la base de données Baseflor mise au point par Jules (1998), elle-même constituée à partir des indices d'Ellenberg (1988). Ces caractéristiques concernent plusieurs paramètres tels que la lumière, l'humidité ou encore le niveau d'acidité *versus* alcalinité du sol ou pH.

Ainsi, 33 % des espèces recensées se situent à l'interface entre des taxons dits hémihéliophiles (plantes de demi-lumière ou de demi-ombre supportant un couvert modéré) et héliophiles (plantes de pleine lumière recherchant une bonne exposition au soleil). 22 % sont de type héliophiles et 14 % sont dites intermédiaires entre les espèces hémisciaphiles (plantes d'ombre essentiellement de lisière) et hémihéliophiles. On constate donc la prédominance de taxons recherchant la lumière.

Concernant le gradient d'humidité édaphique ou humidité du sol, une majorité d'espèces soit 52 % sont de type mésohydriques, adaptées à des conditions ni

trop humides ni trop sèches. 15 % sont mésoxérophiles et évoluent dans un contexte climatique moyennement chaud et sec et 8 % sont hydrophiles, évoluant sur des substrats longuement inondables au cours de l'année.

Enfin, concernant l'acidité versus alcalinité du sol, 63 % des espèces recensées sont de type acidoclines à neutroclines / neutrophiles prospérant sur des sols proches de la neutralité et 9 % seulement sont de type basophiles, nécessitant des substrats alcalins plutôt calcaires pour se développer.

4.1.1.3. Étude de la représentativité des espèces

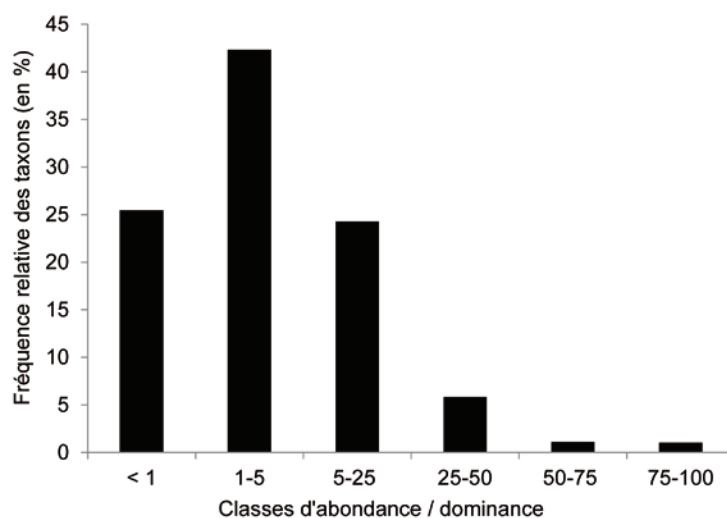


Figure 79 : Fréquence relative des taxons par classe d'abondance-dominance

Après avoir défini globalement les conditions écologiques optimales de développement des espèces, il convient de questionner leur répartition en fonction des classes d'abondance dominance de Braun-Blanquet décrites au chapitre méthodologie. La Figure 79 nous permet de constater qu'une majorité de taxons, (68 %) se caractérisent par un indice faible inférieur à 5 %. Autrement dit, une majorité d'entre eux disposent d'un faible taux de recouvrement moyen, inférieur à 3 % (Buttler et Gillet, 1998). À l'inverse moins de 5 % des espèces disposent d'un indice d'abondance-dominance élevé, supérieur à 75 %, équivalent à un taux de recouvrement moyen de plus de 90 % (Buttler et Gillet, 1998). Autrement-dit, un nombre relativement élevé d'espèces ont pu être

observées, mais peu d'entre elles disposent d'un fort taux de recouvrement. Elles sont donc présentes de façon relativement ponctuelle.

Concernant le pourcentage de présence des espèces toutes placettes confondues, on constate un seuil maximal de 5 %. Autrement-dit, la majorité des espèces observées se caractérisent par une faible occurrence. Seules 16 % d'entre elles (32 espèces) ont un pourcentage de présence supérieur à 1 %.

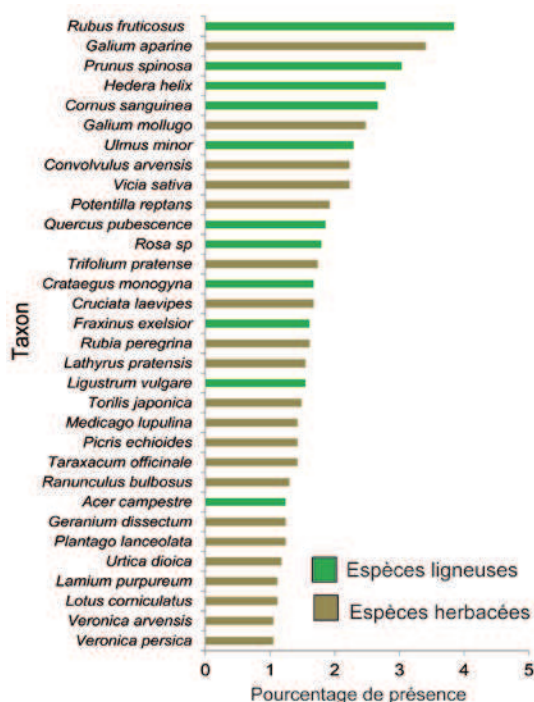


Figure 80 : Pourcentage de présence des 32 premiers taxons (présence > à 1 %)

Parmi celles-ci, 11 sont dites ligneuses et sont étroitement associées aux bois, haies, forêts, et broussailles (Blamey et Gry-Wilson, 2003). Il s'agit notamment de la ronce commune (*Rubus fruticosus*), du prunellier (*Prunus spinosa*), du lierre (*Hedera helix*), ou encore du cornouiller sanguin (*Cornus sanguinea*) (Figure 80). Les taxons herbacés les plus présents proviennent de milieux plus divers (Figure 81).

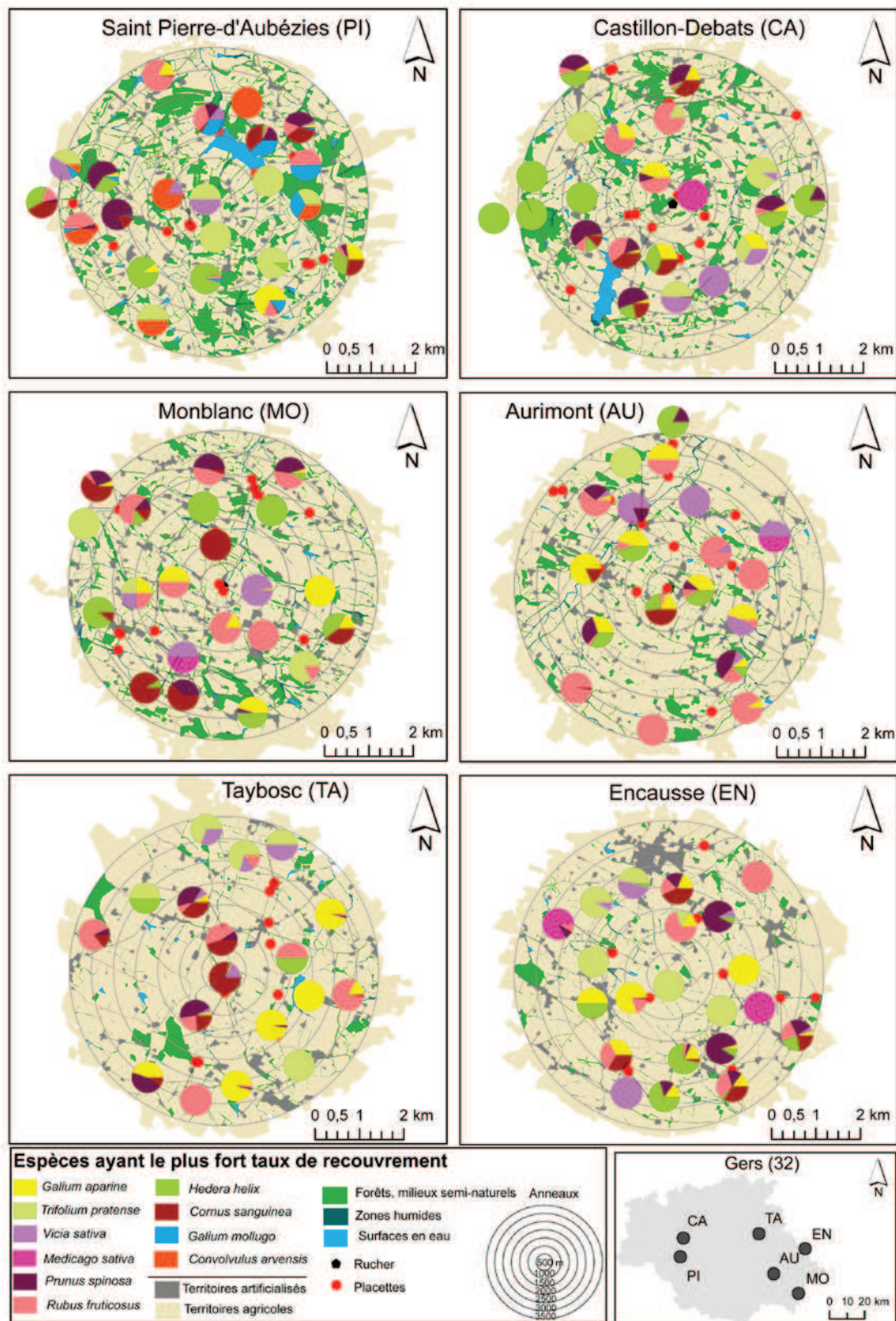


Figure 81 : Répartition spatiale des 10 espèces ayant le plus fort taux de recouvrement moyen par placette. Chaque diagramme circulaire représente le taux de recouvrement moyen des 10 premières espèces, par placette et par site

On constate une forte prédominance des gaillets (*Galium aparine* et *Galium mollugo*) tous deux fréquents dans les bois clairs et les broussailles, voire les prairies pour le second (Blamey et Gry-Wilson, 2003). Le liseron des champs (*Convolvulus arvensis*) de même que la vesce cultivée (*Vicia sativa*) ont également été fréquemment observés. Ces deniers sont davantage caractéristiques des espaces cultivés, bords de route, voire des prés pâturés et des haies pour la vesce (Blamey et Gry-Wilson, 2003). Ces différentes espèces s'avèrent relativement communes en contexte paysager agricole tempéré.

D'après le test R de Spearman, on constate une corrélation très significative entre le pourcentage de présence et le taux de recouvrement des espèces ($N = 200$; $R = 0,85$; $t=22,3$ et $p = 0,00$). Par conséquent, les espèces les plus présentes sont aussi celles disposant du plus fort taux de recouvrement, ce qui du point de vue des colonies peut avoir des conséquences importantes. Malgré cette tendance, on note quelques variations quant à l'ordre « d'importance » des taxons herbacés. *Galium mollugo* et *Convolvulus arvensis* ont ainsi un taux de recouvrement inférieur au trèfle des prés (*Trifolium pratense*) et à la luzerne cultivée (*Medicago sativa*), caractéristiques des terrains cultivés et des prés. Ces premières tendances nous permettent de constater que les espèces prédominantes sont tout autant associées à des milieux ouverts (parcelles cultivées, prairies, bords de route, chemins) que fermés (bois, forêts, haies).

À l'échelle des six sites d'étude, ces principaux taxons semblent largement représentés. On constate toutefois quelques variations quant à leur taux de recouvrement. *Hedera helix* semble d'avantage représenté sur les sites PI, CA (fermés) et MO (intermédiaire) que sur les autres. *Rubus fruticosus* semble à l'inverse disposer d'un plus fort taux de recouvrement sur les sites MO, AU (intermédiaires) et TA (ouvert) que sur les autres etc. Ces variations mériteraient cependant d'avantage de répliques pour être approfondies et validées.

Au-delà de la nature, de la fréquence et de la richesse des espèces nectarifères et pollinifères, il importe de questionner leur phénologie.

4.1.2. Évolution phénologique de ressources nectarifères et pollinifères

L'abeille domestique, comme nombre de pollinisateurs, est étroitement dépendante du rythme de floraisons des espèces pour sa survie. Il s'avère donc nécessaire d'appréhender la phénologie des ressources pollinifères et nectarifères tout au long de la saison, afin d'étudier leur disponibilité temporelle. Il importe de préciser que les durées de floraison des espèces considérées ci-dessous, incluent la phase de début et de fin de floraison et non seulement la période de pleine floraison.

4.1.2.1. Approche globale des taxons

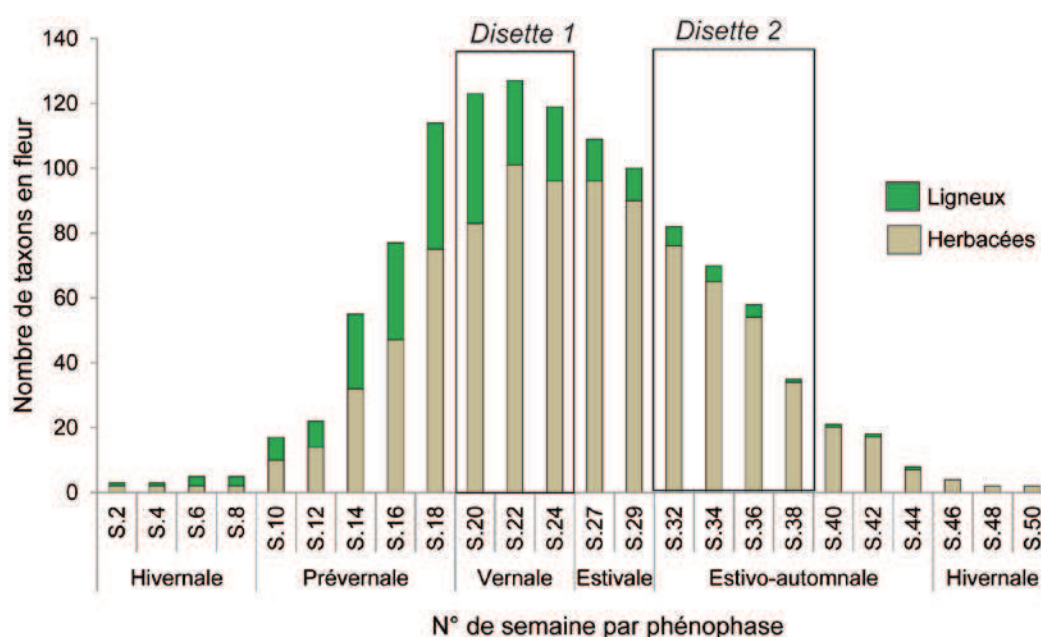


Figure 82 : Évolution phénologique des taxons ligneux et herbacés

Comme nous permet de le constater la figure 6, le nombre de taxons en fleurs connaît d'importantes variations tout au long de la saison. Au cours de l'année 2012 durant laquelle ont été réalisés l'inventaire floristique et le suivi phénologique des espèces, on constate un maximum de taxons en fleurs entre début mai et mi-juin (semaines 18 à 22), soit en moyenne 121 ± 7 . Le pic est atteint en semaine 22 avec 127 espèces en fleurs. Une diminution s'amorce dès la semaine 24 au cours de laquelle 119 taxons ont été comptabilisés. Cette décroissance se prolonge jusqu'au mois de décembre (semaines 47 à 50) au cours duquel seuls deux taxons en fleur ont été « recensés ». On constate une

concomitance entre la première période de disette observée en phase vernale sur les colonies, des semaines 19 à 25 en 2010 et 20 à 24 en 2011 (comme nous le verrons au cours des chapitres suivants), et le pic de floraisons.

La deuxième période de disette observée sur les colonies des semaines 33 à 37 en 2010 et 32 à 38 en 2011 se caractérise par une très forte régression du nombre de taxons en fleurs (62 ± 20 en moyenne par semaine), en particulier au niveau de ligneux (4 ± 2), (Figure 82).

La période hivernale comprise entre les semaines 43 et 8 se caractérise par une quasi absence de floraison, soit en moyenne à 4 ± 2 taxons par semaine (Figure 82). Le début de la période de floraison reprend à partir de la mi-mars (semaine 10) avec 17 taxons en fleurs. Celle-ci se prolonge jusqu'à atteindre son maximum en semaine 22.

4.1.2.2. Les taxons ligneux

En ne considérant que les espèces dites ligneuses, on constate quelques variations intéressantes à souligner. Celles-ci atteignent leur maximum de floraison durant la deuxième quinzaine du mois de mai (semaine 20) liée au début de la première période de disette, avec 40 taxons en fleurs. Une forte régression s'amorce dès le début du mois de juin correspondant à la pleine période de disette (semaine 22) avec le maintien de seulement 65 % des taxons comptabilisés lors de la semaine 20, soit 26 (Tableau 21). La période hivernale (semaines 43 à 8) se caractérise par une quasi absence de floraison, voir une absence totale de mi-novembre à fin décembre (semaines 45 à 50). La reprise s'amorce dès le début du mois de janvier (semaine 2), avec une seule espèce en fleurs. Une réelle augmentation n'est constatée qu'à partir de la première quinzaine d'avril au cours de laquelle 23 taxons ont été comptabilisés (semaine 14). L'essentiel du nombre d'espèces ligneuses en fleur se concentre donc sur une courte période comprise entre mi-avril et mi-juillet avec en moyenne 25 ± 11 taxons, (semaines 14 à 27).

Parmi les espèces ligneuses, l'eucalyptus (*Eucalyptus sp.*) et le chèvrefeuille des bois (*Lonicera periclymenum*) disposent du plus grand nombre de semaines de floraison soit 14. Toutes espèces confondues, le nombre de semaines de floraison s'élève en moyenne pour les ligneux à $8,3 \pm 2,4$ semaines. Les ronces (*Rubus*

fruticosus et *Rubus sp.*) disposent des plus courtes durées de floraison soit 6 semaines, situées entre les dernières quinzaines de mai et juin (semaines 18 à 22). Les espèces fleurissant le plus tôt en saison concernent l'aulne glutineux (*Alnus glutinosa*) (début février, semaine 6), le noisetier (*Corylus avellana*) (début février, semaine 6) et l'orme champêtre (*Ulmus minor*) (début janvier, semaine 2). En fin de saison, on note la floraison tardive du lierre (*Hedera helix*) se poursuivant jusqu'à la fin de la première quinzaine de novembre (semaine 44).

Enfin concernant la première période de disette, on note la présence de plusieurs espèces à forte production de nectar tels que le tilleul (*Tilia sp.*), le faux acacia (*Robinia pseudoacacia*), le troène (*Ligustrum vulgare*), ou différentes espèces de ronces (*Rubus sp.* et *Rubus fruticosus*), (Tableau 21), (Koltowski, 2006 ; Janssens *et al.*, 2006 ; Reeb et Silberfeld, 2013). Le tilleul et l'acacia restent présents de façon ponctuelle, étant essentiellement liés aux espaces jardinés.

	Première période de disette		
	fin_mai S. 20	mi_juin S. 22	fin_juin S. 24
<i>Acer campestre</i>	1	–	–
<i>Aesculus hippocastanum</i>	1	1	–
<i>Ailanthus altissima</i>	1	1	1
<i>Carpinus betulus</i>	1	1	1
<i>Cornus sanguinea</i>	1	1	–
<i>Cotinus coggygria</i>	1	1	1
<i>Crataegus monogyna</i>	1	–	–
<i>Cytisus scoparius</i>	1	1	1
<i>Eucalyptus</i> sp.	1	1	1
<i>Euonymus europaeus</i>	1	–	–
<i>Fagus sylvatica</i>	1	–	–
<i>Fraxinus exelsior</i>	1	–	–
<i>Fraxinus</i> sp.	1	1	1
<i>Ilex aquifolium</i>	1	1	1
<i>Juglans regia</i>	1	–	–
<i>Juniperus communis</i>	1	–	–
<i>Larix decidua</i>	1	1	–
<i>Ligustrum vulgare</i>	1	1	1
<i>Lonicera periclymenum</i>	–	1	1
<i>Lonicera xylosteum</i>	1	1	1
<i>Magnolia grandiflora</i>	–	–	1
<i>Malus pumila</i>	1	1	–
<i>Malus sylvestris</i>	1	1	–
<i>Pinus laricio</i>	1	1	1
<i>Platanus occidentalis</i>	1	–	–
<i>Populus nigra</i>	1	–	–
<i>Prunus avium</i>	1	–	–
<i>Quercus petrae</i>	1	–	–
<i>Quercus pubescent</i>	1	–	–
<i>Quercus robur</i>	1	–	–
<i>Robinia pseudoacacia</i>	1	1	1
<i>Rosa arvensis</i>	1	1	1
<i>Rosa canina</i>	1	1	1
<i>Rosa</i> sp.	1	1	1
<i>Rubia peregrina</i>	1	1	1
<i>Rubus fruticosus</i>	1	1	1
<i>Rubus</i> sp.	1	1	1
<i>Salix babylonica</i>	1	–	–
<i>Sambucus ebulus</i>	–	1	1
<i>Sambucus nigra</i>	1	1	1
<i>Sorbus aucuparia</i>	1	1	1
<i>Sorbus torminalis</i>	1	–	–
<i>Tilia</i> sp.	–	–	1
<i>Viburnum lantana</i>	1	–	–

1 = Taxon en en fleur

Tableau 21 : Liste des espèces ligneuses en fleur lors de la première période de disette (semaines 20 à 24).

4.1.2.3. Les taxons herbacés

La plus forte concentration d'espèces herbacées en fleur - en moyenne 71 ± 24 taxons par semaine - se situe entre début avril et fin septembre (semaines 14 à 18). Le pic de floraison, 101 taxons, a été observé durant la première quinzaine de juin (semaine 22), en pleine période de disette pour les colonies (Figure 82 ; Tableau 22). On constate un décalage d'une semaine entre le pic de floraison des espèces herbacées et ligneuses. La phase de régression s'amorce dès la deuxième quinzaine de juin (semaine 24) durant laquelle on comptabilise encore 96 taxons en fleur. Elle atteint son maximum en période hivernale, de la deuxième quinzaine de novembre à la deuxième quinzaine de février (semaines 46 à 8).

Durant cette période $2,28 \pm 0,75$ taxons en moyenne sont en fleurs par semaine (Figure 82).

En terme de durée de floraison, on constate que celle observée pour les taxons herbacés est supérieure à celle associée aux ligneux, et correspond en moyenne à $13,4 \pm 8,5$ semaines. Cette tendance moyenne reste malgré tout à relativiser au vu de l'ampleur de variations inter-taxons.

Les espèces herbacées disposant des plus longues périodes de floraison correspondent au séneçon commun (*Senecio vulgaris*), et au mouron des oiseaux (*Stellaria media*). Celles-ci fleurissent toute l'année (48 semaines) et sont donc les premières ressources trophiques disponibles en début de saison. Les espèces ayant la plus courte durée de floraison, environ 8 semaines et seulement 4 semaines de pleine floraison, concernent la bugle rampante (*Ajuga reptans*), la laîche glauque (*Carex flacca*), la cardère sauvage (*Dipsacus fullonum*) et le tournesol (*Helianthus annuus*).

Taxons	Première période de disette		
	fin mai	mi juin	fin juin
Taxons	S.20	S.22	S.24
<i>Agrimonia eupatoria</i>	—	1	1
<i>Ajuga reptans</i>	1	—	—
<i>Alliaria petiolata</i>	1	1	—
<i>Anagallis arvensis</i>	—	1	1
<i>Anacamptis pyramidalis</i>	1	1	1
<i>Anthriscus sylvestris</i>	1	1	1
<i>Bellis perennis</i>	1	1	1
<i>Brassica napus</i>	1	—	—
<i>Bryonia dioica</i>	1	1	1
<i>Cardamine hirsuta</i>	1	1	1
<i>Cardamine pratensis</i>	1	1	1
<i>Carex flacca</i>	1	—	—
<i>Carex pendula</i>	1	1	1
<i>Centaurea jacea</i>	—	—	1
<i>Chenopodium album</i>	—	1	1
<i>Cirsium vulgare</i>	—	—	1
<i>Clematis vitalba</i>	—	1	1
<i>Convolvulus arvensis</i>	1	1	1
<i>Crepis biennis</i>	1	1	1
<i>Cruciata laevipes</i>	1	1	—
<i>Daucus carota</i>	1	1	1
<i>Dorycnium pentaphyllum</i>	1	1	1
<i>Epilobium angustifolium</i>	—	1	1
<i>Epilobium hirsutum</i>	—	1	1
<i>Epilobium parviflorum</i>	—	1	1
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	1	1	—
<i>Euphorbia helioscopia</i>	1	1	1
<i>Filipendula ulmaria</i>	—	1	1
<i>Filipendula vulgaris</i>	1	1	1
<i>Galium aparine</i>	1	1	1
<i>Galium mollugo</i>	1	1	1
<i>Galium verum</i>	1	1	1
<i>Geranium columbinum</i>	1	1	1
<i>Geranium dissectum</i>	1	1	1
<i>Geranium molle</i>	1	1	1
<i>Geranium robertianum</i>	1	1	1
<i>Geranium rotundifolium</i>	1	1	1
<i>Geranium sp</i>	1	1	1
<i>Geum urbanum</i>	1	1	1
<i>Glechoma hederacea</i>	1	1	—
<i>Helianthus annuus</i>	—	—	1
<i>Hieracium pilosella</i>	1	1	1
<i>Hypericum perforatum</i>	1	1	1
<i>Hypericum sp</i>	1	1	1
<i>Hypericum tetrapterum</i>	—	1	1
<i>Iris germanica</i>	1	1	1
<i>Lamium purpureum</i>	1	1	1
<i>Lapsana communis</i>	—	1	1
<i>Lathyrus linifolius</i>	1	1	1
<i>Lathyrus pratensis</i>	1	1	1
<i>Linum bienne</i>	1	1	1

1 = Taxon en fleur

Taxons	Première période de disette		
	fin mai	mi juin	fin juin
Taxons	S.20	S.22	S.24
<i>Linum usitatissimum</i>	1	1	—
<i>Lithospermum arvense</i>	1	1	1
<i>Lotus corniculatus</i>	1	1	1
<i>Lythrum salicaria</i>	—	1	1
<i>Medicago sativa</i>	—	1	1
<i>Medicago lupulina</i>	1	1	1
<i>Melica uniflora</i>	1	1	1
<i>Muscari neglectum</i>	1	—	—
<i>Muscari comosum</i>	1	1	1
<i>Myosotis arvensis</i>	1	1	1
<i>Nigella arvensis</i>	1	1	1
<i>Onobrychis viciifolia</i>	1	1	1
<i>Papaver rhoeas</i>	1	1	1
<i>Picris echioides</i>	—	1	1
<i>Plantago lanceolata</i>	1	1	1
<i>Plantago media</i>	1	1	1
<i>Polygonum aviculare</i>	1	1	1
<i>Potentilla reptans</i>	—	1	1
<i>Pulmonaria officinalis</i>	1	—	—
<i>Ranunculus acris</i>	1	1	1
<i>Ranunculus arvensis</i>	1	1	1
<i>Ranunculus bulbosus</i>	1	1	1
<i>Ranunculus repens</i>	1	1	1
<i>Rumex acetosa</i>	1	1	1
<i>Sanguisorba minor</i>	1	1	1
<i>Saxifraga rotundifolia</i>	—	1	1
<i>Senecio vernalis</i>	1	1	—
<i>Senecio vulgaris</i>	1	1	1
<i>Sherardia arvensis</i>	1	1	1
<i>Silene dioica</i>	1	1	1
<i>Solanum dulcamara</i>	—	1	1
<i>Sonchus arvensis</i>	—	1	1
<i>Sonchus asper</i>	1	1	1
<i>Stellaria graminea</i>	1	1	1
<i>Stellaria holostea</i>	1	1	—
<i>Stellaria media</i>	1	1	1
<i>Stellaria nemorum</i>	—	1	1
<i>Symphytum officinale</i>	1	1	1
<i>Syringa vulgaris</i>	1	—	—
<i>Taraxacum officinale</i>	1	1	1
<i>Teucrium scorodonia</i>	—	1	1
<i>Torilis japonica</i>	—	1	1
<i>Tragopogon pratensis</i>	1	1	1
<i>Trifolium pratense</i>	1	1	1
<i>Trifolium repens</i>	1	1	1
<i>Thypha latifolia</i>	—	1	1
<i>Urtica dioica</i>	—	1	1
<i>Valeriana officinalis</i>	1	1	1
<i>Valerianella locusta</i>	1	1	1
<i>Verbena officinalis</i>	1	1	1
<i>Veronica acinifolia</i>	1	1	1
<i>Veronica arvensis</i>	1	1	1
<i>Veronica chamaedrys</i>	1	1	1
<i>Veronica hederifolia</i>	1	1	1
<i>Veronica persica</i>	1	1	1
<i>Vicia cracca</i>	—	1	1
<i>Vicia sativa</i>	1	1	1
<i>Vicia sepium</i>	1	1	1
<i>Vicia villosa</i>	—	1	1

Tableau 22 : Liste des taxons herbacés en fleur lors de la première période de disette (semaines 20 à 24).

4.1.2.4. Bilan

In fine, cette première approche des ressources nectarifères et pollinifères disponibles en contexte paysager agricole gersoises nous permet de constater la présence de nombreux taxons caractéristiques des milieux ouverts et fermés, relativement communs, à large amplitude écologique, mais faiblement représentés en dehors des espèces cultivées (faible taux de recouvrement moyen et de pourcentage de présence). Du point de vue phénologique, l'étude des corrélations entre la durée de floraison de l'ensemble des taxons herbacés et ligneux et leur fréquence relative, et ou leur taux de recouvrement moyen par placette ne permet pas de constater de lien particulier. Autrement dit, les espèces ayant les plus longues durées de floraison ne sont ni les plus fréquentes, ni celles ayant le plus fort taux de recouvrement (Tableau 23).

Paramètres	N Actifs	R de Spearman	t(N-2)	niv. p
Nbr de semaines de floraison / Taux de recouvrement moyen par taxon (en %)	195	0,004183	0,05811	0,953724
Nbr de semaines de floraison / Fréquence absolue par taxon	195	0,016247	0,22574	0,821644
Nbr de semaines de floraison / Fréquence relative par taxon (%)	195	0,016247	0,22574	0,821644

Test de corrélation R de Spearman

Tableau 23 : Étude des corrélations entre les indices de recouvrement, de présence et la durée de floraison des taxons. *Le seuil de significativité des résultats du test de corrélation R de Spearman a été fixé à $p < 0,05$ %.*

4.2. Caractérisation de l'organisation spatio-temporelle des faciès de ressources trophiques

Après avoir étudié les principales caractéristiques des espèces nectarifères et pollinifères disponibles en contexte agricole gersoises, il convient d'appréhender la répartition et l'organisation spatiale de celles-ci, afin de voir quels grands types de faciès de ressources trophiques émergent à l'échelle paysagère. La confrontation ultérieure de ces faciès avec les stratégies de butinage mises en œuvre par les colonies, doit nous permettre de mieux comprendre comment ces

dernières mobilisent les différentes zones ressources identifiées et finalement interagissent avec l'espace.

4.2.1. Caractéristiques environnementales des relevés de végétation

Appréhender l'organisation et la répartition spatiale des espèces pollinifères et nectarifères nécessite dans un premier temps d'analyser séparément les paramètres environnementaux d'origines naturelles et anthropiques. L'objectif consiste dans un premier temps à voir dans quelles mesures ces paramètres, observés à l'échelle de chacune des placettes, semblent conditionner la distribution spatiale des espèces. Ces derniers concernent: la pente, l'altitude, l'orientation, les caractéristiques morpho-pédologiques, hydriques, ainsi que les modes de gestion.

4.2.1.1. Les paramètres de pente

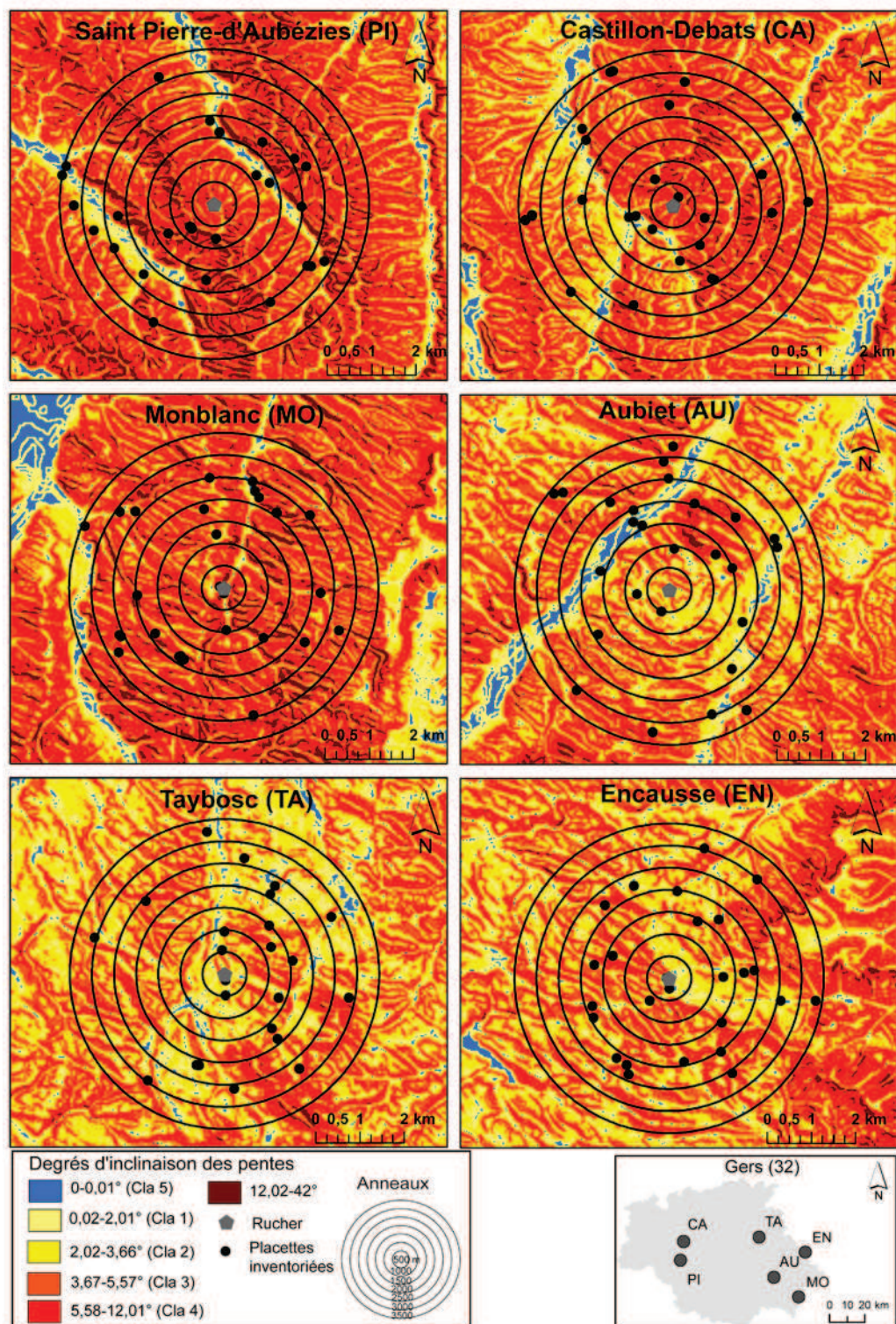


Figure 83 : Cartographie des valeurs de pente par site d'étude. Les valeurs de pente supérieures à 12° n'ont pas été observées pour les placettes inventoriées mais apparaissent au sein des sites.

La pente est un paramètre environnemental important à prendre en compte dans l'étude de l'organisation spatiale des ressources trophiques. Celle-ci peut en effet favoriser le développement de certaines espèces floristiques au détriment d'autres du fait de la présence de conditions écologiques spécifiques (Dajoz, 1985). Dans le cadre de notre étude, les valeurs de pentes ont été extraites du MNT (Modèle Numérique de Terrain) à l'échelle 1 :25 000, pour chacune des 158 placettes inventoriées. L'amplitude des pentes étant relativement faible (min = 0°, max = 12 °), la méthode de discrétisation par quartile ou équipopulation a été privilégiée. Les valeurs égales à 0 faisant l'objet d'une classe à part entière (classe 5), quatre classes complémentaires ont été constituées (Figure 83). La classe 1 correspond à des pentes faibles comprises entre 0,01 et 2° soit entre 0,02 et 3,5 %. La classe 2 correspond à des pentes faibles à moyennes comprises entre 2,02 et 3,66° soit entre 3,5 et 6,4 %. La classe 3 correspond à des pentes moyennes à fortes comprises entre 3,67 et 5,57° soit entre 6,4 et 9,7 %. Enfin, la classe 4 correspond à des pentes relativement fortes comprises entre 5,8 et 12° soit entre 9,8 et 21 %. Les espaces plats et les pentes faibles se concentrent dans le bas et le fond de vallée, voire sur le haut des coteaux. Les pentes fortes se situent d'avantage sur les flancs de ces derniers.

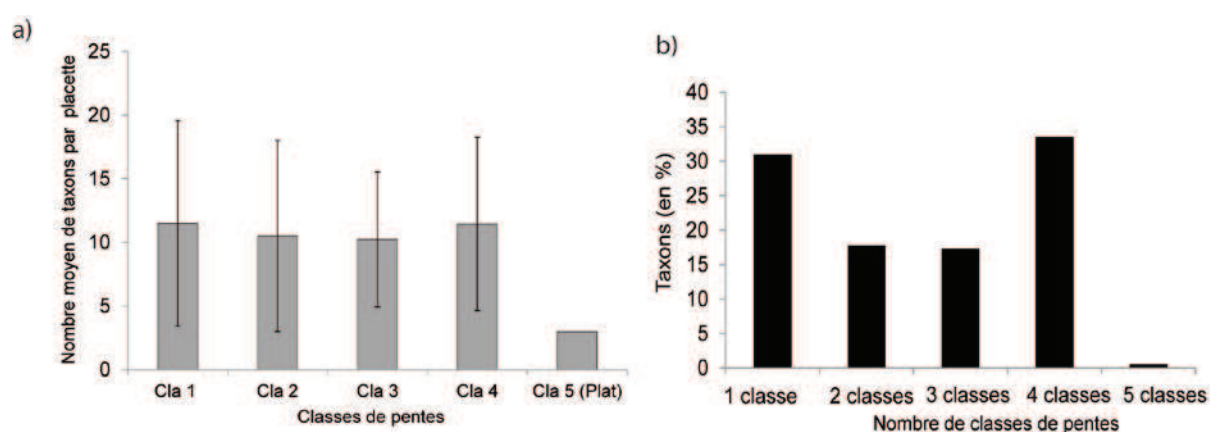


Figure 84 : Richesse spécifique moyenne (a) et répartition des taxons (b) par classe de pente. La figure b) représente le pourcentage de taxons présents dans 1, 2, 3, 4 ou 5 classes de pente.

Du point de vue de la végétation, on constate que les pentes impactent peu la richesse spécifique moyenne. En effet, d'après la figure 84.a, le nombre moyen d'espèces observé par placette est relativement semblable entre les classes 1 à 4 pour lesquelles on dénombre entre 10,23 et 11,5 taxons. Seule la classe 5

caractérisée par une absence de pente se distingue nettement. Celle-ci ne comporte que trois espèces. Toutefois, ne correspondant qu'à une seule placette inventoriée, elle ne semble guère représentative des espaces associés à une absence de pente.

Au-delà de la richesse spécifique moyenne, on constate que nombre de taxons se caractérisent par une « grande » amplitude écologique. 34 % d'entre eux ont été observés dans quatre classes de pente sur cinq, 17 % dans trois classes, 18 % dans deux classes et 31 % dans une seule classe (Figure 84.b). Seuls 0,5 % des taxons appartiennent aux cinq classes. La variable pente ne semble donc pas contraindre fortement la répartition spatiale des espèces pollinifères et nectarifères.

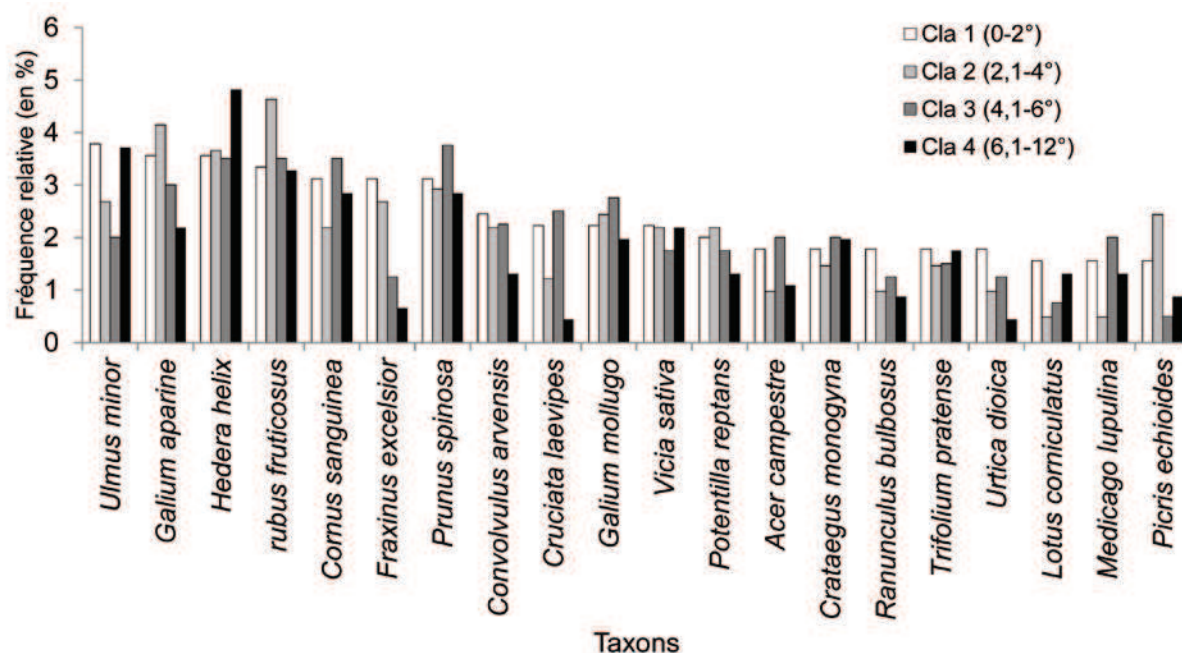


Figure 85 : Pourcentage de présence des 20 premiers taxons sur les classes de pente 1 à 4. La classe 5 considérée comme non représentative a été exclue

Cependant, en ne prenant en compte que les 20 espèces disposant du plus fort pourcentage de présence au sein des classes de pente 1 à 4 (Figure 83), on constate d'importantes variations inter-classes quant à la fréquence d'apparition des taxons. L'orme champêtre (*Ulmus minor*) apparaît par exemple dans les quatre classes de pente retenues, mais sa fréquence relative varie entre 2 % (classe 3 : pente moyenne à forte) et 3,8 % (classe 1 : pente faible), soit de

presque 50 %. Ce taxon est donc plus présent sur des pentes fortes et douces qu'intermédiaires.

La pente ne semble donc pas impacter la richesse spécifique moyenne, ni même la répartition spatiale des taxons, mais bien leur pourcentage de présence.

4.2.1.2. L'altitude

Les relevés de végétation ayant été réalisés en contexte collinéen, l'altitude ne connaît que de faibles variations. La valeur minimale observée pour les 158 placettes correspond à 132 m et la valeur maximale à 305 m. Il ne nous a donc pas semblé pertinent d'appréhender en détail la répartition spatiale des espèces en fonction des classes d'altitude réalisées. Cependant, afin de ne pas générer des biais particuliers, cette variable a été prise en considération lors de la réalisation de l'AFC (Analyse Factorielle des Correspondances).

4.2.1.3. L'orientation

L'orientation ou exposition des pentes correspond à la troisième variable environnementale retenue pour l'étude de l'organisation spatiale de la végétation. Extraites à partir du MNT au 1 : 25 000, les valeurs d'exposition ont été réparties en cinq classes : Nord (315° à 45°), Sud (135° à 225°), Est (45° à 135°), Ouest (225° à 315°), plat ou pas d'exposition (Figure 86).

D'après la figure 87.a, la richesse spécifique moyenne observée par placette pour chacune des classes d'exposition connaît peu de variations. Celle-ci varie entre 10,14 taxons en moyenne sur les pentes exposées au nord, et 12,5 taxons sur les pentes exposées au sud. Comme pour la variable pente, seule une classe (plat) liée à une absence d'exposition se distingue des autres. Elle se caractérise par la présence de seulement trois taxons, mais reste à relativiser car n'est ici représentée que par une seule placette. Au vu de ces premiers résultats, l'orientation des pentes ne semble donc pas impacter fortement la richesse spécifique moyenne.

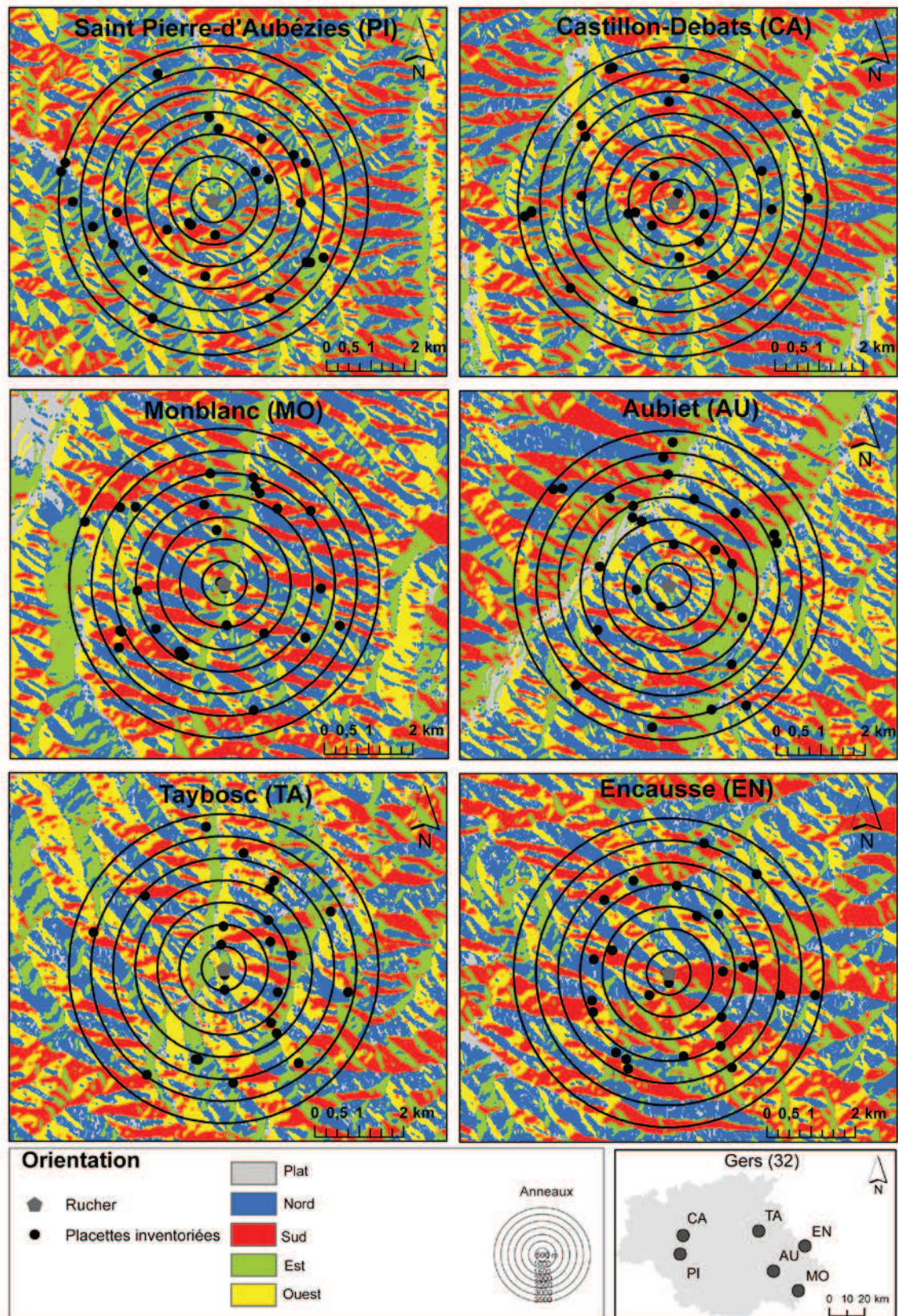


Figure 86 : Cartographie de l'orientation des pentes

Parallèlement à cette première tendance, on constate qu'un grand nombre de taxons ont été observés au sein de plusieurs classes d'exposition (Figure 87). 32 % évoluent sur des pentes exposées tout autant au sud, au nord, à l'ouest qu'à l'est. 18 % appartiennent à trois classes, 17 % à deux classes et seulement 33 % à une seule classe d'exposition. Par conséquent, les espèces mellifères inventoriées semblent disposer d'une large amplitude écologique et semblent majoritairement ubiquistes.

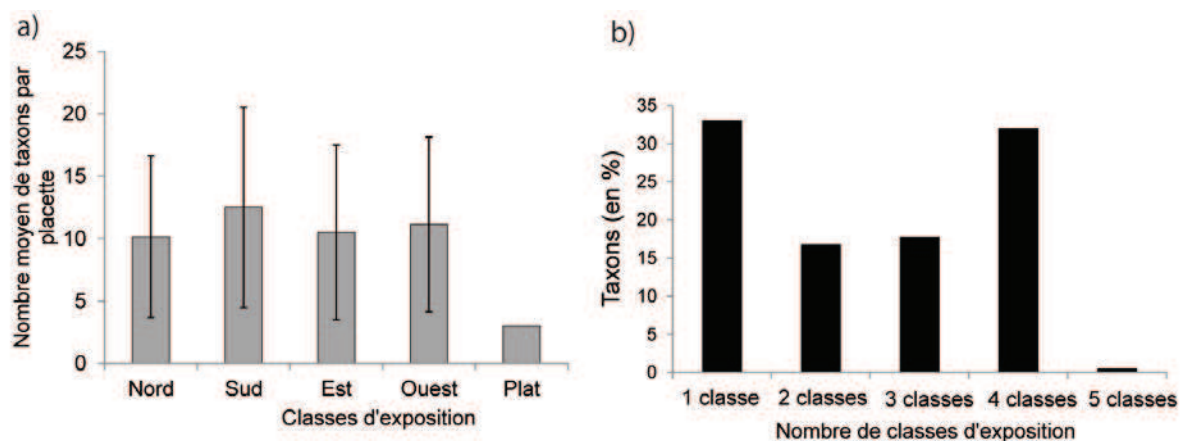


Figure 87 : Richesse spécifique moyenne (a) et répartition des taxons (b) par classe d'exposition. La figure b) représente le pourcentage des taxons présents dans 1, 2, 3, 4 ou 5 classes d'exposition.

Cependant, comme pour la variable pente, on constate que la fréquence relative des principaux taxons au sein des différentes classes auxquels ils appartiennent connaît d'importantes variations. Cette tendance est nettement reflétée par les 20 premiers taxons. Certaines espèces sont présentes sur chacune des classes d'exposition mais disposent d'une fréquence relative plus élevée sur certaines d'entre-elles. *Rubus fruticosus* est ainsi d'avantage observée sur les pentes exposées à l'est et à l'ouest plutôt qu'au nord (Figure 88).

L'exposition comme la pente ne semble donc pas impacter la richesse spécifique moyenne, ni même la répartition spatiale des taxons, mais bien leur pourcentage de présence.

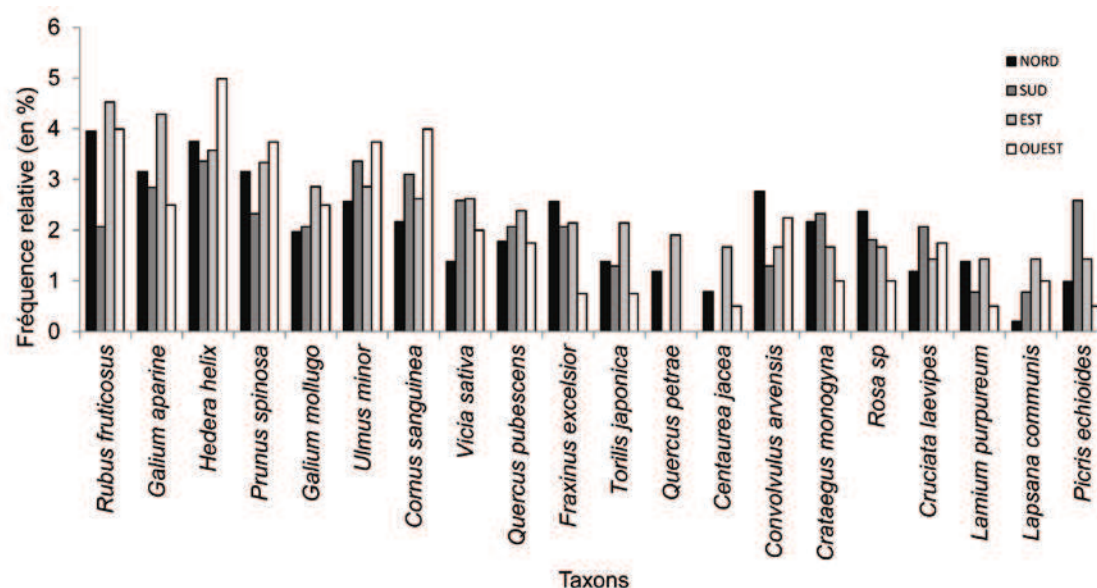


Figure 88 : Pourcentage de présence des 20 premiers taxons sur les classes d'exposition 1 à 4. La classe 5 considérée comme non représentative a été exclue.

4.2.1.4. Les caractéristiques morpho-pédologiques

Bien que n'ayant pas réalisé de mesures du potentiel Hydrogène du sol, les caractéristiques morpho-pédologiques ont été relevées pour chacune des placettes inventoriées. Celles-ci s'organisent en quatre classes. La classe 1 correspond à des sols au pH neutre, développés sur des molasses-argileuses. La classe 2 correspond à des sols au pH neutre développés sur des marnes-molasses acides à marnes argileuses. La classe 3 se caractérise par des sols à pH neutre développés sur des marnes-molasses acides. Enfin la classe 4 se définit par des sols au pH essentiellement basique, développés sur des marnes argilo-calcaires.

Contrairement aux variables environnementales précédentes, on constate une plus forte influence du substrat morpho-pédologique sur la richesse spécifique moyenne observée par placette (Figure 89.a). Celle-ci est prédominante dans la classe 3 pour laquelle on observe en moyenne 14 taxons par placette contre 9 pour la classe 4.

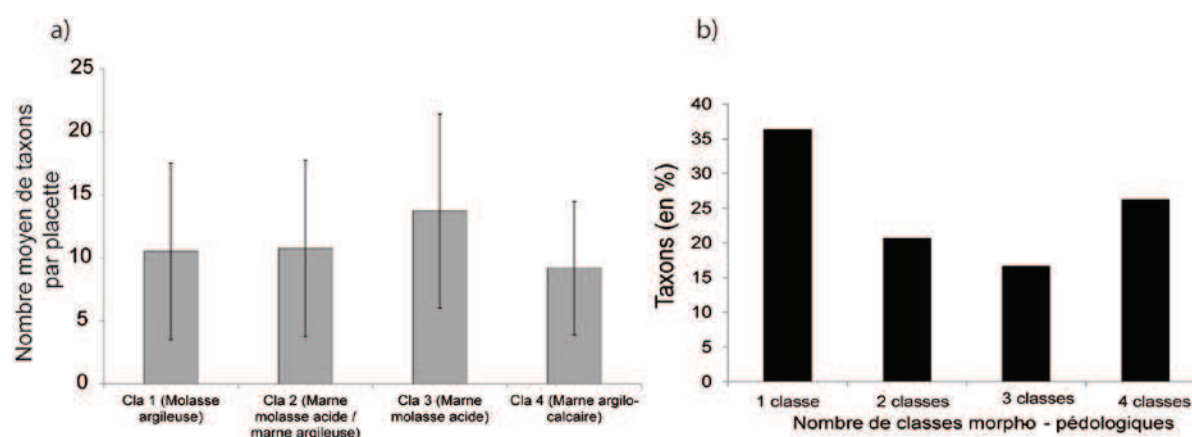


Figure 89 : Richesse spécifique moyenne (a) et répartition des taxons (b) par classe morpho-pédologique. La figure b), représente le pourcentage des taxons présents dans 1, 2, 3, 4 ou 5 classes morpho-pédologiques.

La tendance observée en classe 3 traduit la présence de conditions favorables au développement d'un plus grand nombre d'espèces sur des substrats morpho-pédologiques de type marne-molasse acide que sur des substrats de type molasse argileuse, marne argileuse ou marne argilo-calcaire. La neutralité du sol y permet la présence d'espèces ubiquistes ne nécessitant pas de conditions spécifiques pour se développer. La classe 4 de type marne argilo-calcaire, favorise à l'inverse des espèces adaptées à des sols alcalins nécessitant des conditions plus spécifiques. Ce type de substrat se situant majoritairement en dehors de nos sites d'étude (soit au centre et au sud du département), il semble donc logique que le nombre des taxons associés y soit moins important.

Malgré ces différences, la figure 89.b nous permet de constater qu'une majorité d'espèces, soit plus de 44 %, se caractérisent par une forte plasticité ou capacité d'adaptation. Celles-ci ont été observées sur deux à quatre types de supports morpho-pédologiques distincts. La variation du pourcentage de présence des 20 premiers taxons, en fonction des différentes classes auxquelles ils appartiennent, permet d'apporter quelques nuances. Bien que présentes sur plusieurs types de substrats, nombre d'espèces n'apparaissent pas avec la même fréquence.

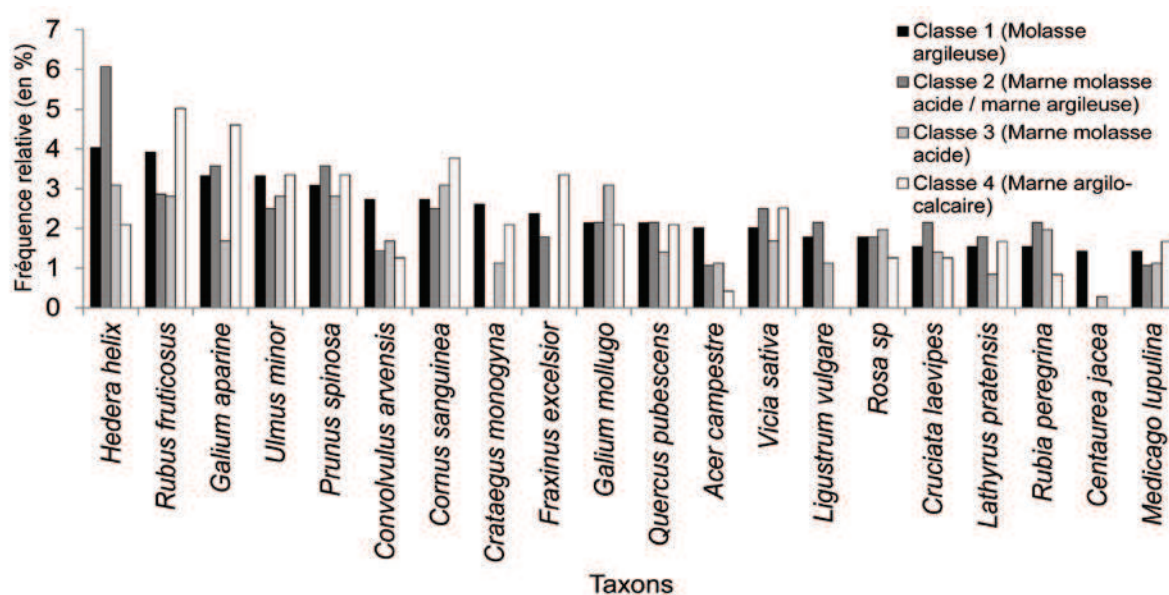


Figure 90 : Pourcentage de présence des 20 premiers taxons sur les quatre classes morpho-pédologiques.

Le lierre (*Hedera helix*) a été observé dans les quatre classes morpho-pédologiques mais semble nettement mieux se développer sur des substrats de type marne-molasse acide à marne argileuse (Figure 90).

Cette variable environnementale semble donc davantage influencer l'organisation spatiale des espèces au regard de la pente de l'exposition ou de l'altitude, mais pas non plus de façon très discriminante.

4.2.1.5. Les caractéristiques hydriques

Le degré d'humidité du sol, ou caractère hydrique, constitue la dernière variable environnementale d'origine naturelle prise en compte pour l'étude de l'organisation spatiale des ressources trophiques. Cette variable a été observée à l'échelle de chacune des 158 placettes, et répertoriée en fonction de quatre classes : très sec, frais, humide et très humide. Les résultats obtenus nous permettent de constater de plus forts contrastes entre les classes que sur les variables précédentes.

D'après la figure 91.a, la richesse spécifique moyenne par placette semble plus importante sur les sols humides à frais pour lesquels on dénombre respectivement 14 et 12,5 taxons que sur autres types les sols. Les conditions d'humidité « intermédiaires » de ces deux classes favorisent le développement

d'un plus grand nombre d'espèces que sur des sols très humides ou très secs. Les variations inter-classes restent cependant relativement faibles.

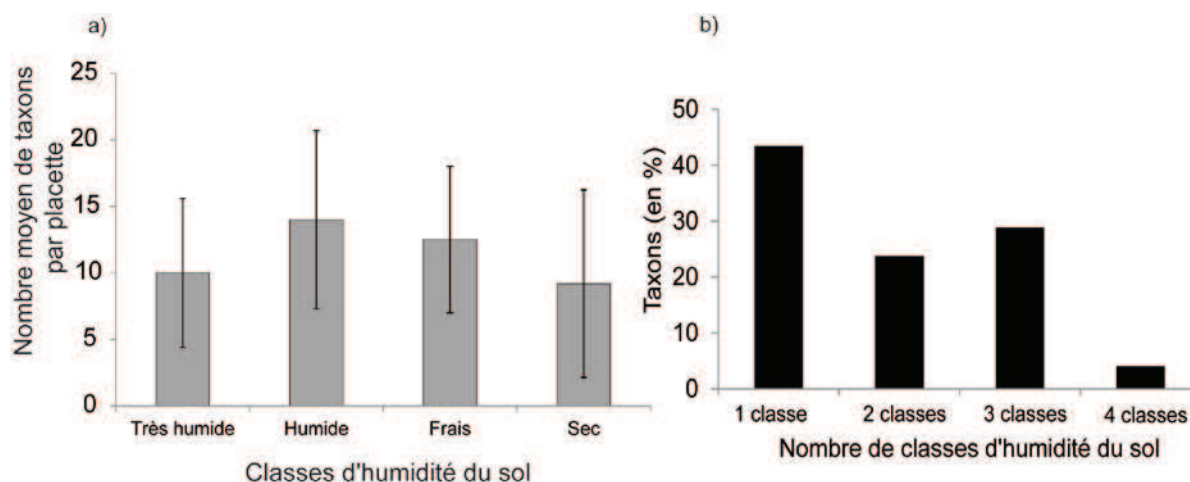


Figure 91 : Richesse spécifique moyenne (a) et répartition des taxons (b) par classe d'humidité du sol. La figure b), représente le pourcentage des taxons présents dans 1, 2, 3, 4 ou 5 classes d'humidité du sol.

Parallèlement on constate qu'un fort pourcentage de taxons apparaît dans une seule classe d'humidité soit 43 % et seulement 4 % dans quatre classes (Figure 91.b). Le niveau d'humidité du sol semble donc contraindre plus fortement l'organisation spatiale des espèces pollinifères et nectarifères que les autres variables environnementales.

La variation du pourcentage de présence des 20 premiers taxons en fonction des différentes classes auxquelles ils appartiennent confirme cette tendance (Figure 92). Bien qu'il ait été observé dans trois classes d'humidité distinctes (humide, frais, sec), le lierre (*Hedera helix*) semble plus adapté à des sols humides à frais plutôt que secs. La potentille rampante (*Potentilla reptans*) semble à l'inverse se développer essentiellement sur des sols très humides.

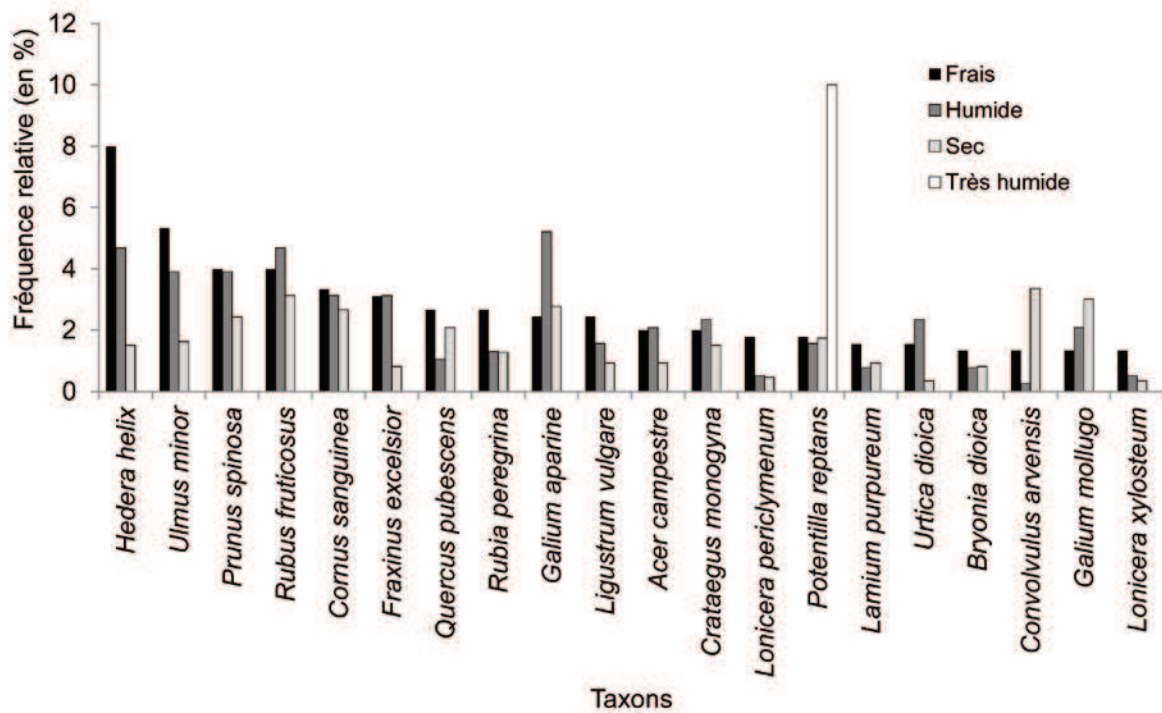


Figure 92 : Pourcentage de présence des 20 premiers taxons sur les quatre classes d'humidité du sol.

4.2.1.6. Les modes de gestion

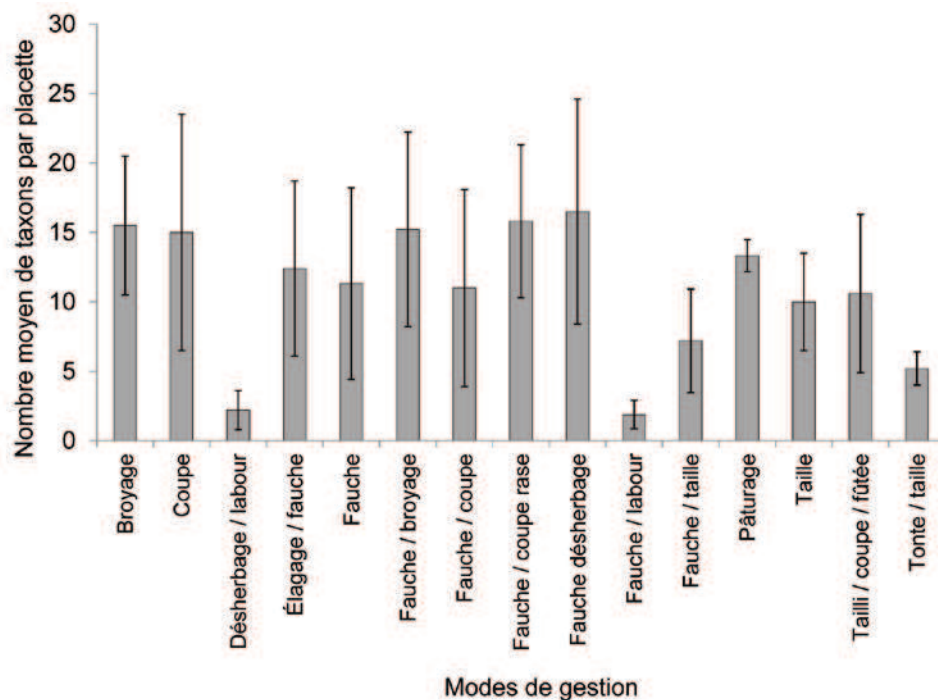


Figure 93 : Richesse spécifique moyenne observée selon les différents modes de gestion

Un dernier paramètre environnemental, de nature anthropique cette fois, a été pris en compte. Il concerne les modes de gestion associés aux différents éléments

paysagers. 15 modes, uniquement visibles à l'œil nu, ont été recensés sur l'ensemble des 158 placettes. Ils concernent donc essentiellement des actions mécaniques et peu d'actions chimiques (usage de produits phytosanitaires). Malgré les limites de cette approche, certaines tendances intéressantes sont à souligner.

La figure 93 permet de constater un fort impact de certains modes de gestion sur la richesse spécifique observée en moyenne par placette. Le labour couplé à un désherbage chimique (labour / désherbage chimique) et le labour couplé à la fauche (fauche / labour) conditionnent fortement la présence et la diversité des espèces nectarifères et pollinifères. Cette richesse s'élève en moyenne à $2,2 \pm 1,4$ taxons sur les placettes soumises au labour et désherbage, et à $1,8 \pm 1,2$ sur celles associées à des activités de fauche / labour. Inversement, la richesse spécifique moyenne la plus élevée s'observe sur les placettes soumises à des activités de fauche / coupe rase ($15,8 \pm 5,5$ taxons) et de fauche / désherbage chimique ($16,5 \pm 8,1$ taxons).

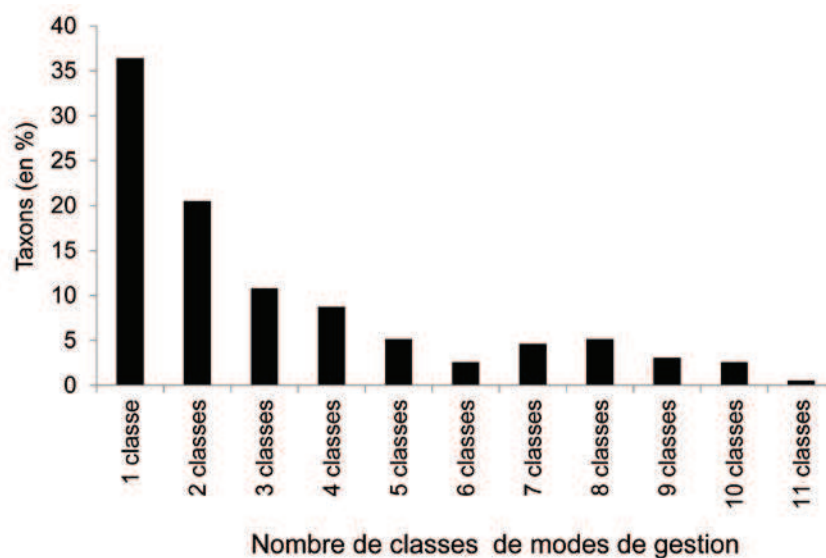


Figure 94 : Pourcentage de taxons présents dans 1, 2, 3, 4 ... à 11 classes de modes de gestion

Parallèlement à cette première tendance, on constate d'après la figure 94 qu'une majorité de taxons (57 %) sont associés à un, voire seulement deux types de modes de gestion.

Les actions anthropiques, bien qu'appréhendées de façon partielle, semblent fortement conditionner l'expansion et la répartition spatiale des ressources

nectarifères et pollinifères situées au sein et en dehors des parcelles de cultures. De manière plus générale, on constate un impact différencié des paramètres environnementaux d'origines naturelle et anthropique, sur le développement et l'expansion des ressources trophiques nécessaires au développement des colonies.

4.2.2. Étude de l'organisation spatiale des ressources trophiques

Suite à cette première approche, il convient, par une analyse concomitante des paramètres environnementaux et des espèces floristiques inventoriées, d'identifier les principaux faciès de ressources trophiques disponibles en contexte paysager agricole gersoïs. Pour ce faire, une AFC couplée à une CAH (Classification Ascendante Hiérarchique) ont été réalisées. Les paramètres environnementaux intégrés dans l'analyse concernent chacun de ceux présentés précédemment. Pour ce qui est des espèces végétales, seules celles disposant d'une occurrence supérieure à trois et d'un indice de recouvrement moyen supérieur ou égal à 0,3 % ont été prises en compte, soit un total de 96 espèces sur 200. Celles non incluses ont été traitées parallèlement à l'AFC.

4.2.2.1. Quelle structuration des espèces en fonction des paramètres environnementaux

- **Le gradient d'ouverture des milieux (axe 1)**

La projection des variables et des individus dans l'espace factoriel montre que l'axe 1 organise les espèces selon un gradient de fermeture *versus* ouverture des milieux (Figure 95. a et b). Le long de cet axe s'opposent les espaces ligneux tels que les ripisylves, les haies, les lisières de bois (côté gauche) et les espaces caractérisés par une prédominance de la strate herbacée : bords de route, landes, parcelles cultivées, friches basses, fossés, prairies (côté droit).

D'un point de vue floristique on trouve ainsi des espèces caractéristiques des milieux boisés, et des haies tels que *Quercus robur*, *Acer campestre*, *Corylus avellana*, *Ulmus minor*, *Sambucus nigra* etc. (côté gauche) ; mais aussi des espèces caractéristiques des espaces prairiaux, cultivés ou de bords de route tels *Lotus corniculatus*, *Plantago lanceolata*, *Myosotis arvensis* etc. (côté droit).

L'organisation des espèces entre milieux ouverts et milieux fermés est parallèlement contrainte par un gradient d'humidité édaphique transversal aux axes 1 et 2 (Figure 95.a). Sur l'axe 1, ce gradient oppose les espèces mésohygrophiles à hygrophiles (courtement inondables) voire amphibies (inondées une partie de l'année) situées sur le côté gauche de ce dernier ; aux espèces mésohydriques à xérophiles (évoluant dans des milieux ni trop secs ni trop humides, à pauvres en eau) situées sur le côté droit. Parmi les espèces associées aux milieux humides, on notera la présence de *Populus nigra*, *Salix caprea*, *Alnus glutinosa*, *Ranunculus ficaria* ; de *Filipendula ulmaria*, *Sanguisorba minor*, *Picris echioides* pour les milieux plutôt frais à secs.

- **Le gradient d'acidité du sol (axe 2)**

L'axe 2 organise les espèces en fonction d'un gradient d'acidité *versus* alcalinité du sol (Figure 95.a). Il oppose les espèces dites neutrophiles à basophiles situées au centre et en haut de l'axe, aux espèces neutroclines à acidoclines situées en bas de ce dernier. Les premières nécessitent des substrats alcalins au pH relativement basique pour se développer. Les secondes évoluent davantage sur des substrats au pH légèrement acide. Les espèces nectarifères et pollinifères neutrophiles à basophiles semblent tout autant associées aux milieux fermés de type ligneux humides et secs qu'ouverts de type espaces verts ou surfaces cultivées. Celles-ci concernent notamment *Geranium dissectum*, *Acer campestre*, *Quercus pubescent*, *Ligustrum vulgare*, *Bryonia dioica*, *Zea mays* etc. Les espèces neutroclines à acidoclines semblent davantage associées aux milieux fermés humides de type ripisylves, saulées, et aux milieux ouverts relativement secs, de type prairies, bords de route, landes. On notera notamment la présence de *Stellaria holostea*, *Crataegus laevigata*, *Euphorbia amygdaloides*, *Plantago lanceolata*, *Taraxacum officinale* etc.

Concernant le gradient d'humidité évoqué précédemment, on constate une double opposition alignée sur l'axe 2. Sur le côté gauche de celui-ci, les espèces s'organisent en deux pôles distincts. Sur la partie basse de cet axe se regroupent celles associées aux espaces ligneux très humides de type ripisylves, saulées (*Salix caprea*, *Populus nigra* etc.). Sur la partie haute on note un regroupement des espèces associées à des milieux fermés ni trop secs ni trop humides tels que

les haies, les forêts de résineux et de feuillus, les bosquets (*Pinus sp.*, *Prunus spinosa*, *Crataegus monogyna*, *Ulmus minor* etc.). Sur le côté droit de l'axe 2, on constate le même type de tendance avec une opposition entre des milieux ouverts plutôt secs tels que les landes, bords de routes, parcelles de vigne, situés en bas de cet axe, et les milieux ouverts essentiellement cultivés (parcelles de colza, de tournesol) ou jardinés, ni trop secs ni trop humides, situés en haut de ce même axe. Les milieux nécessitant les conditions d'humidité les plus extrêmes se situent donc dans la partie basse de l'axe 2. Ceux étant caractérisés par des conditions plus « neutres », ni trop sèches ni trop humides, se situent sur la partie haute de ce même axe.

- **Le gradient d'anthropisation (axe 3)**

L'axe 3, bien que moins structurant que les axes 1 et 2, laisse apparaître un gradient d'anthropisation (Figure 95.b). Il oppose les modes de gestion associés aux milieux ouverts fortement anthropisés, à ceux associés aux milieux fermés faiblement anthropisés. Les premiers se répartissent en deux catégories. On distingue d'une part les modes de gestion liés aux surfaces prairiales et cultivées, d'autre part, ceux liés aux espaces verts non agricoles, essentiellement jardinés. Dans le premier cas, ces modes de gestion concernent les modalités telles que fauche / désherbage, fauche, pâturage, désherbage / labour ; dans le second, ils renvoient aux modalités telles que taille / tonte, taille / fauche, élagage / fauche. Les modes de gestions associés aux surfaces cultivées se regroupent jusque dans la partie supérieure et centrale de l'axe 3. Ceux liés aux espaces verts se concentrent également dans la partie supérieure de cet axe, mais à plus faible distance du point d'interaction des deux axes (1 et 3).

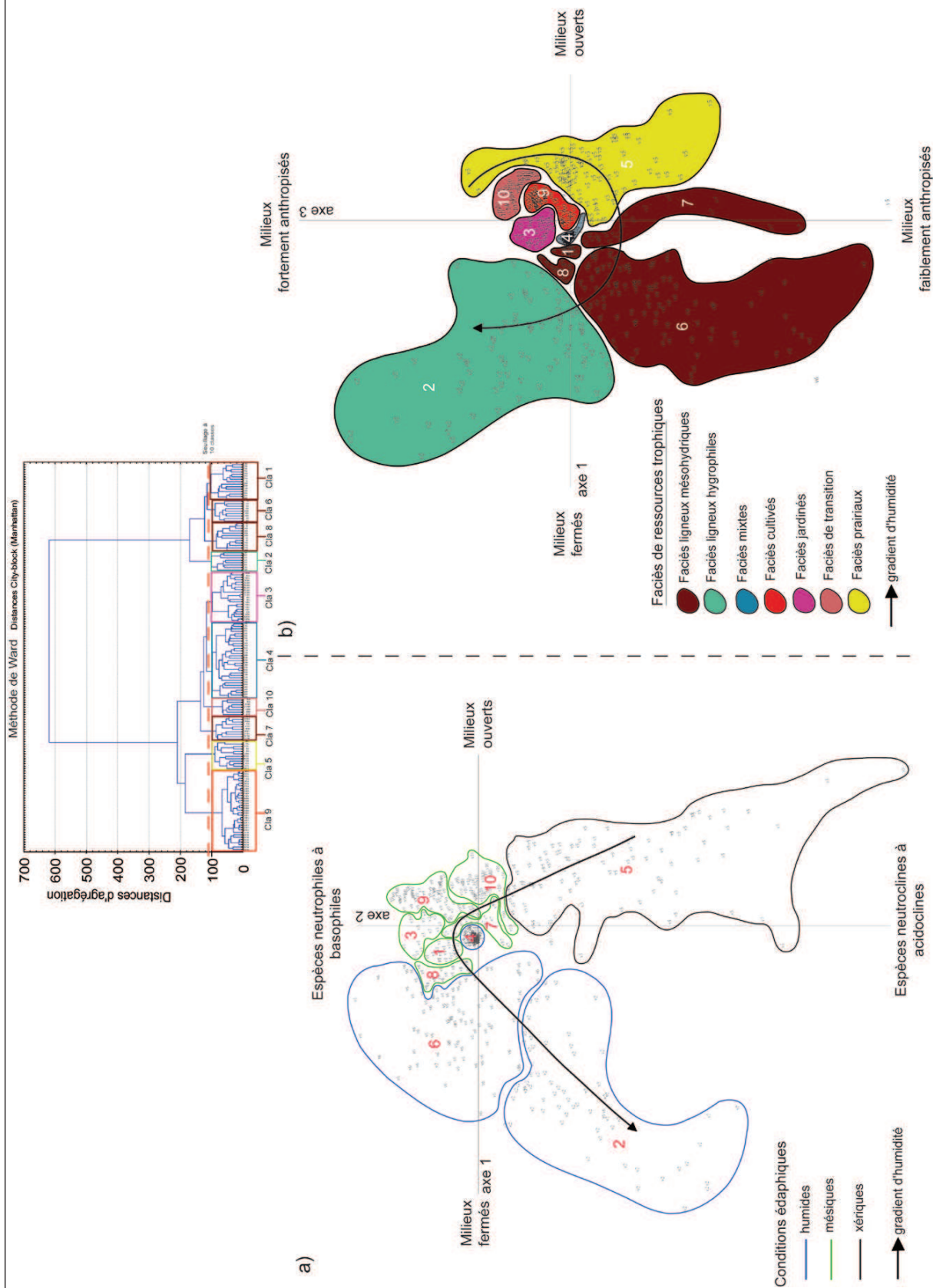


Figure 95 : Résultats de la classification ascendante hiérarchique présentée dans l'espace factoriel de l'AFC selon les axes 1 / 2 (A) et 2 / 3 (B), d'après les 158 relevés.

Les modes de gestion associés aux milieux fermés, moins anthropisés, suivent trois tendances distinctes. Les espèces situées sur le côté gauche de l'axe 3 se regroupent autour de deux modes de gestion que sont le broyage et la coupe. Les milieux sont de type humide à frais, et concernent majoritairement des ripisylves et haies arborées.

Les espèces situées directement à la verticale de l'axe 3 sur la partie basse de celui-ci se regroupent autour d'un mode de gestion caractéristique des milieux fermés et ouverts : la fauche / coupe rase. Cela explique le rapprochement observé dans l'espace factoriel entre les taxons liés aux milieux prairiaux ouverts, et ceux liés aux ripisylves et haies arbustives, soit aux milieux plus fermés.

Enfin les espèces situées à proximité du point de croisement des axes 1 et 3 sont étroitement associées à des modes de gestion de type coupe / fauche et taillis / coupe / futaie. Or, ces derniers sont caractéristiques des « pratiques » mises en œuvre dans la gestion des espaces forestiers. La présence de nombreuses espèces forestières ou caractéristiques des lisières (*Ligustrum vulgare*, *Quercus robur*, *Acer campestre*, *Crataegus monogyna*, *Rubus sp.* etc.) appuie cette tendance.

In fine, l'AFC nous permet de distinguer quatre paramètres environnementaux structurant l'organisation spatiale des ressources nectarifères et pollinifères en contexte paysager agricole gersoïs. Deux d'entre eux sont directement liés aux conditions naturelles du milieu, à savoir, le gradient d'humidité édaphique et le gradient d'acidité du sol. Les deux autres paramètres sont davantage associés à des actions anthropiques ou à l'absence d'action. Ils concernent les modes de gestion appliqués aux différentes composantes paysagères et le gradient d'ouverture des milieux. Nous supposons en effet qu'en contexte paysager agricole, la présence de milieux ouverts ou fermés reste étroitement dépendante des activités agricoles mises en œuvre, des perceptions, des représentations des acteurs locaux agriculteurs, voire plus largement des orientations de la PAC à l'échelle européenne et nationale.

Afin d'identifier les principaux faciès de ressources trophiques disponibles en contexte paysager agricole gersoïs et d'étudier leurs liens avec les paramètres

environnementaux, nous avons eu recours à une classification ascendante hiérarchique (CAH), couplée à l'AFC.

4.2.2.1. Caractérisation des faciès de ressources trophiques

Dix classes résultent de la CAH. Celles-ci ont été représentées sur le dendrogramme et projetées dans les plans factoriels 1-2 et 1-3 (Figure 95.a et b.). Les classes s'articulent entre elles selon le niveau d'humidité édaphique auquel les espèces peuvent s'adapter. Celui-ci évolue du stade xérique (classe 5) au stade humide (classes 2, 4 et 6) et traduit la présence d'une structure d'ordre matérialisée par la flèche noire sur les plans 1-2 et 1-3 (Figure 95.a et b.).

En complément de la position des classes dans le plan factoriel, celles-ci ont été définies par des profils thématiques. Le détail de ces profils est présenté en annexe. Pour chacune des classes, ce profil présente la liste des taxons et leur pourcentage de présence, la nature des placettes qu'il regroupe exprimée en pourcentage et leur distribution par site. Ces profils thématiques nous ont permis de réaliser une interprétation détaillée des classes, en complément de leur position dans l'espace factoriel.

Celles-ci ont été regroupées en sept types de faciès ressources : ligneux mésohydrique (classes 1, 6, 7, et 8), ligneux mésohydrique à hygrophile (classe 2), mixte (classe 4), jardiné (classe 3), cultivé (classe 9), de transition (classe 10), et prairial (classe 5). Il convient dès lors de les appréhender plus en détail.

- **Les faciès ligneux mésohydriques**

Ce premier faciès regroupe quatre classes localisées dans la partie centrale et sur le côté gauche de plan factoriel représenté par les axes 1-2 (Figure 95.a). Ces classes rassemblent des espèces majoritairement vivaces, caractéristiques des milieux fermés ligneux de type bois, haies, ripisylves, lisières de forêts (Annexe 18 ; Annexe 19). Parmi ces espèces, celles disposant du plus fort pourcentage de présence sont relativement communes aux quatre classes. Il s'agit entre autre de *Cornus sanguinea*, *Hedera helix*, *Prunus spinosa*, *Galium aparine*, *Galium mollugo*, *Ulmus minor*, *Rubus fruticosus*, *Rubia peregrina*, *Ligustrum vulagre*, *Quercus pubescens*. Cette tendance s'observe également au niveau des familles.

On constate une forte prédominance des *Rosaceae* (dont nombre d'espèces ligneuses typiques des haies et lisières), des *Fabaceae* (herbacées essentiellement associées aux lisières et ourlet de haies, des genres *Vicia* et *Trifolium*), des *Asteraceae* (herbacées variées associées aux lisières et milieux boisés) et des *Rubiaceae* (à dominantes herbacées du genre *Galium*, associées aux milieux boisés). Ce faciès se caractérise également par une prédominance d'espèces :

- neutrophiles évoluant sur des substrats à pH neutre ;
- hémisciaphiles nécessitant des zones d'ombre et de lumière pour se développer ;
- mésohydriques, évoluant sur des sols ni trop secs ni trop humides.

Enfin, le principal mode de gestion associé concerne le broyage. Malgré les fortes ressemblances entre ces classes, quelques nuances sont à apporter. La classe 6 diffère légèrement des autres par la présence de quelques espèces mésohygrophiles à amphibies, évoluant dans des conditions édaphiques humides à fraîches : *Alnus glutinosa*, *Carex flacca*, *Carex pendula*, *Populus nigra*. La physionomie de la végétation observée au sein de chacune des classes permet également de noter quelques différences. Les classes 6 et 7 sont essentiellement caractérisées par des placettes inventoriées dans des haies et des ripisylves haute (strate arborée) pour la première et basse (strate arbustive) pour la seconde. La classe 8 est davantage associée à des ligneux présents sous forme de forêts de feuillus et de bosquets. La classe 1 se définit par une prédominance de forêts de résineux et d'accrues, reccrues forestiers. Les modes de gestion associés confirment cette tendance. Les classes 1 et 8 se caractérisent par des « pratiques » de type coupe, broyage, taillis, futaie, alors que les classes 6 et 7 sont essentiellement soumises au broyage voire à la fauche.

• Les faciès ligneux mésohydriques à hygrophiles

Le faciès ligneux mésohydrique à hygrophile s'illustre à travers la classe 2 située sur la partie gauche de l'axe 2 dans le plan factoriel 1-2 (Figure 95.a). Celle-ci se caractérise par une prédominance des milieux ligneux humides (Annexe 20). Les familles les plus représentées concernent les *Rosaceae* (essentiellement ligneuses), les *Rubiaceae* (cf. faciès précédent) et les *Ranunculaceae* (herbacées

du genre *Ranunculus* ou lianescente). Les espèces disposant du plus fort pourcentage de présence sont caractéristiques des milieux fermés ligneux mais pas forcément humides *Hedera helix*, *Ulmus minor*, *Prunus spinosa*, *Crataegus monogyna*, *Galium aparine*, *Rubus fruticosus*, *Cornus sanguinea*. Leur forte plasticité leur permet d'évoluer dans des conditions édaphiques variées. De ce point de vue, les espèces se regroupent en deux grands ensembles : mésohydriques d'une part (*Rubus fruticosus*, *Stellaria holostea*, *Quercus robur*, *Quercus petrae*, *Lonicera periclymenum* etc.) et mésohygrophiles à hygrophiles d'autre part (*Salix caprea*, *Salix babylonica*, *Populus nigra*, *Carex sp.*, *Fraxinus exelsior* etc.). Celles-ci sont en grande majorité de type hémihéliophiles à héliophiles mais semblent disposer d'une plasticité suffisante pour s'adapter à des milieux plus ombragés. Ce faciès se caractérise également par la présence d'espèces neutrophiles à neutroclines, évoluant sur un substrat à pH neutre à légèrement acide. Le mode de gestion prédominant concerne le broyage, généralement associé aux haies et ripisylves, lisières, ourlets.

- **Les faciès mixtes**

Le faciès mixte est associé à la classe 4. Il regroupe des milieux relativement différents : ourlets de haies, fossés, plantations d'alignement, friches basses, clairières, jardins, haies, ripisylves, marre, vasière, bords de route etc., (Annexe 21). Cette diversité explique le positionnement central de cette classe dans les plans factoriels 1-2 et 1-3, le sens des axes y étant peu structurant (Figure 95.a). La présence de trois types de familles dominantes illustre cette diversité, à savoir les *Asteraceae*, les *Fabaceae* et les *Rosaceae*. Les *Asteraceae* et les *Fabaceae* sont ici caractéristiques des milieux ouverts tels que les prairies, les jardins, les bordures de route, les parcelles cultivées. Elles sont majoritairement de type ubiquiste. On retrouve notamment *Erigeron canadensis*, *Hieracium sp.*, *Bellis perennis*, *Centaurea jaceae*, mais aussi plusieurs espèces du genre *Vicia*, ou *Trifolium*. Les *Rosaceae* observées dans cette classe sont à l'inverse caractéristiques des milieux fermés ligneux : *Crataegus monogyna*, *Prunus spinosa*, *Rosa sp.*, *Rubus fruticosus*, *Rubus sp.*, etc. Cette diversité de milieux s'illustre également à travers les espèces disposant du plus fort pourcentage de présence à savoir *Galium aparine*, *Rubus fruticosus*, *Potentilla reptans*, *Lathyrus pratensis*, *Gallium mollugo* etc, associées à des milieux fermés

et pour certaines, ouverts, comme décrit précédemment. Parallèlement on constate une prédominance d'espèces héliophiles et dans une moindre mesure hémihéliophiles. La « dimension » ubiquiste de ce faciès s'illustre à travers le caractère majoritairement neutrophile des espèces. Enfin une particularité est à noter quant aux conditions d'humidité édaphiques. Ce faciès s'illustre par la présence d'espèces majoritairement mésohydriques et dans une moindre mesure hygrophiles (courtements inondables), donc associées à des milieux frais à humides tels *Carex pendula*, *Mentha aquatica*, *Saxifraga rotundifolia*, *Carex flacca* etc. Les modes de gestion majoritaires concernent la fauche et le broyage, révélateurs, à nouveau, de la présence de plusieurs types de milieux au sein de ce faciès.

- **Les faciès jardinés**

Le faciès jardiné est illustré par la classe 3 située sur la partie haute de l'axe 2 dans les plans factoriels 1-2 (Figure 95.a). Il regroupe des milieux fortement anthropisés tels que des pré-vergers, des talus, des parcelles arboricoles, des friches basses, des clairières forestières, et en majorité des jardins (43 %), (Annexe 22). Les familles prédominantes sont similaires aux classes précédentes. On retrouve notamment les *Asteraceae*, les *Rosaceae*, les *Fabaceae*, mais aussi les *Plantaginaceae*. Cette dernière famille regroupe principalement *Veronica arvensis*, *Veronica hederifolia* (adventice), et *Veronica persica*, caractéristiques des milieux ouverts, voire des milieux cultivées. Le caractère anthropisé de ce faciès s'illustre également à travers les taxons disposant du plus fort pourcentage de présence, à savoir *Medicago lupulina*, *Prunus avium*, *Plantago lanceolata*, *Convolvulus arvensis*, *Taraxacum officinale*, *Trifolium pratense*. Les taxons herbacés sont caractéristiques des espaces jardinés, et des surfaces prairiales ; les taxons ligneux, dont *Prunus avium* également accompagné par *Rubus fruticosus*, traduisent la présence d'espaces en voie de fermeture telles que les friches. Ce faciès regroupe également de nombreux taxons horticoles, présents de façon ponctuelle dans les jardins : *Trachycarpus fortunei*, *Juglans regia*, *Eucalyptus sp.*, *Tilia sp.*, *Aesculus hippocastanum* etc. D'un point de vue édaphique, les espèces sont essentiellement de types mésohydriques et neutrophiles. En termes de luminosité, on retrouve une nette prédominance des taxons héliophiles. Enfin les modes de gestions prédominants concernent la

fauche et la taille associée à des pratiques de tonte, typiques des espaces jardinés.

- **Les faciès cultivés**

Ce faciès est représenté par la classe 9 située en haut à gauche de l'axe 2 dans le plan factoriel 1-2 (Figure 95.a). Il regroupe des milieux herbacés fortement anthropisés à dominante cultivés : parcelles de céréales, d'oléagineux, peupleraie, vigne, prairies temporaires semées etc., (Annexe 23). Les familles les plus représentées concernent les *Asteraceae* parmi lesquelles le tournesol (*Helianthus annuus*), les *Fabaceae*, les *Ranunculaceae*, et les *Brassicaceae* (dont le colza *Brassica napus*). Les espèces disposant du plus fort pourcentage de présence sont caractéristiques des terrains cultivés (adventices) et des terrains vagues. On retrouve notamment *Convolvulus arvensis*, *Picris echinoides*, *Veronica arvensis*, *Vicia sativa*, *Geranium dissectum*. Celles disposant du plus fort taux de recouvrement sont directement utilisées en production agricole. Il s'agit de *Brassica napus*, *Medicago sativa*, *Helianthus annuus*, *Vicia sativa*, *Linum usitatissimum*, *Zea mays*. Ce faciès se caractérise également par une forte présence d'espèces annuelles à dominantes héliophiles, nécessitant une importante quantité de lumière pour se développer. D'un point de vue édaphique, la majorité des taxons recensés sont de types mésohydriques et évoluent sur des sols à pH neutre à légèrement acide (espèces neutrophiles à intermédiaires). Fauche et labour sont les principaux modes de gestion associés, caractéristiques des surfaces cultivées.

- **Les faciès de transition**

Le faciès de transition s'illustre par la classe 10 située à l'interface entre le faciès cultivé et le faciès prairie, sur le côté droit de l'axe 2 dans le plan factoriel 1-2 (Figure 95.a). Il regroupe exclusivement des milieux de transition tels que les fossés, talus, ourlets de haie, bandes enherbées, et bordures de route (Annexe 24). Comme pour l'essentiel des autres classes, les familles prédominantes concernent les *Asteraceae*, les *Rosaceae*, les *Fabaceae* et les *Plantaginaceae*. Celles-ci reflètent la présence concomitante d'espèces caractéristiques des milieux fermés ligneux et des milieux ouverts, comme le confirment les taxons disposant du plus fort pourcentage de présence : *Acer*

campestre, *Brassica napus*, *Daucus carota*, *Crepis* sp, *Cornus sanguinea*, *Centaurea jacea*. La présence d'espèces ligneuses s'observe principalement sur les ourlets de haies et espaces de transition situés non loin de haies ou de ripisylves.

Parallèlement, la majorité des taxons associés à ce faciès sont de type hémihéliophiles à héliophiles, nécessitant une certaine quantité de lumière pour se développer, soit des milieux plutôt ouverts. D'un point de vue édaphique, plus de 67 % des espèces sont de type neutrophiles se développant sur des sols à pH neutre. Cette particularité reflète le caractère ubiquiste de la majorité d'entre elles. Du point de vue de l'humidité, 60 % des espèces sont de type mésohydriques, évoluant sur des sols ni trop secs, ni trop humides. Enfin, les modes de gestion les plus observés au sein de ce faciès concernent d'une part la fauche seule, d'autre part la fauche couplée à une activité de désherbage chimique, caractéristique des actions réalisées pour l'entretien des bordures de parcelles ou bordures de routes.

- **Les faciès prairiaux**

Le faciès prairial est caractérisé par la classe 5 située en bas à droite de l'axe 2 sur le plan factoriel 1-2 (Figure 95.a). Il regroupe exclusivement des milieux ouverts de type prairies ou dont les modes de gestions similaires favorisent l'émergence d'un couvert herbacé proche de celui des prairies (Annexe 25). On retrouve notamment des pelouses, des prairies temporaires, permanentes, des bandes enherbées, des friches basses et des parcelles de vigne dont le couvert herbacé a été conservé. Les familles les plus représentées concernent, comme pour les autres classes, les *Asteraceae*, les *Fabaceae*, les *Rosaceae* et les *Plantaginaceae*. Parmi les *Rosaceae*, on retrouve la présence de certains taxons ligneux, caractéristiques de prairies en voie d'enfrichement. Les espèces disposant du plus fort pourcentage de présence restent cependant majoritairement associées aux espaces prairiaux : *Viola sativa*, *Trifolium pratense*, *Plantago lanceolata*, *Taraxacum officinalis*, *Bellis perennis*. La majorité des espèces associées à ce faciès sont de type héliophiles, nécessitant de la lumière directe pour se développer. D'un point de vue édaphique, ces espèces sont principalement mésohydriques à xérophiles (associées à des milieux secs). Parmi

les xérophiles, on trouve notamment *Eryngium campestre*, *Picris echioides*, *Senecio viscosus*, *Muscaris comosum* etc. Le mode de gestion principalement associé à ce faciès concerne la fauche, et secondairement le pâturage.

In fine, l'AFC couplée à la classification ascendante hiérarchique nous a permis de mettre à jour sept types de faciès reflétant l'organisation spatiale des ressources trophiques disponibles en contexte paysager agricole gersois (Figure 98). Cette organisation semble contrainte par deux paramètres environnementaux majeurs que sont : les conditions d'humidité du sol et les modes de gestions associés aux différents milieux, soit leur degré d'anthropisation. D'un point de vue floristique, on constate une nette prédominance d'espèces ubiquistes, pouvant s'adapter à plusieurs types de milieux, ce qui du point de vue des colonies peut s'avérer intéressant.

Au vu des caractéristiques des sept faciès, il est possible d'effectuer des regroupements permettant d'inclure chacun d'eux au sein des sous-unités fonctionnelles présentées au chapitre précédent. Les faciès ligneux mésohydriques (classes 1, 6, 7, 8) et mésohydriques à hygrophiles (classe 2) caractérisent les ressources trophiques disponibles au sein de la sous-unité fonctionnelle ligneuse. Les faciès jardinés (classe 3), de transition (classe 10) et mixtes (classe 4) caractérisent les ressources associées à la sous-unités fonctionnelle « espaces verts non agricoles ». Enfin les faciès cultivés (classe 9) et prairiaux (classe 5) définissent les ressources liées à la sous-unité fonctionnelle « cultures » (Figure 96).

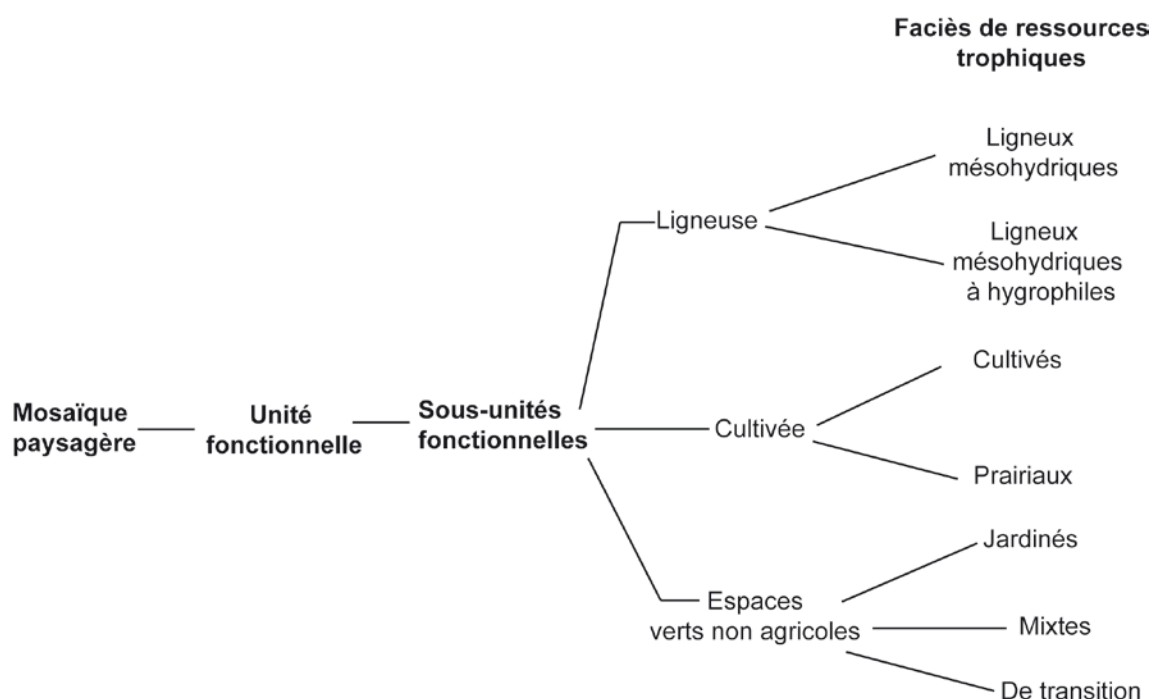


Figure 96 : Répartition des faciès de ressources trophiques en fonction des sous-unités fonctionnelles

Afin de mieux cerner l'intérêt respectif de chacun des faciès, pour les colonies, il convient maintenant d'appréhender brièvement leur niveau de richesse et de diversité.

4.2.3. Approche de la diversité des faciès

La richesse spécifique moyenne par placette et par faciès correspond à $10 \pm 6,35$ espèces. On constate donc de très fortes variations entre les placettes regroupées au sein d'un même type de faciès (Figure 97.a). Le niveau de richesse maximal est lié aux faciès ligneux mésohydriques à hygrophiles ($19 \pm 2,5$ taxons en moyenne par placette) et aux faciès prairiaux ($17 \pm 5,2$ taxons en moyenne par placette). Le niveau de richesse le plus bas est lié aux faciès cultivés ($3 \pm 2,3$). Ces derniers se caractérisent par une très forte variabilité inter-placettes liée à une absence totale d'espèces nectarifères et pollinifères sur certaines d'entre-elles.

À l'interface entre ces deux extrêmes se situent les quatre autres faciès. Parmi ceux-ci, les faciès de transition (16 ± 4) et ligneux mésohydriques (13 ± 5) se caractérisent par une richesse spécifique moyenne par placette nettement supérieure aux faciès mixtes (10 ± 5) et jardinés ($7,4 \pm 4$).

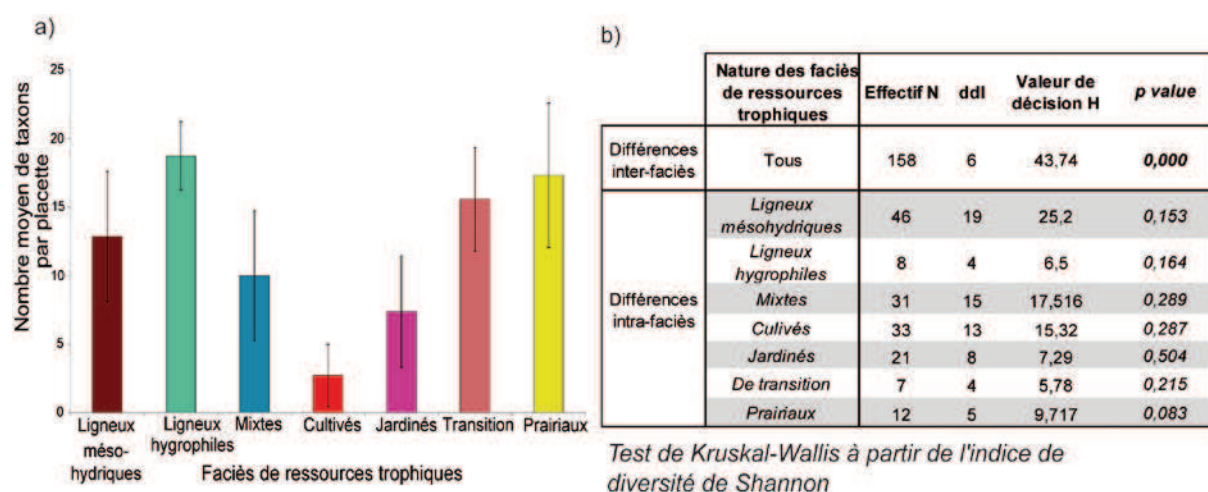
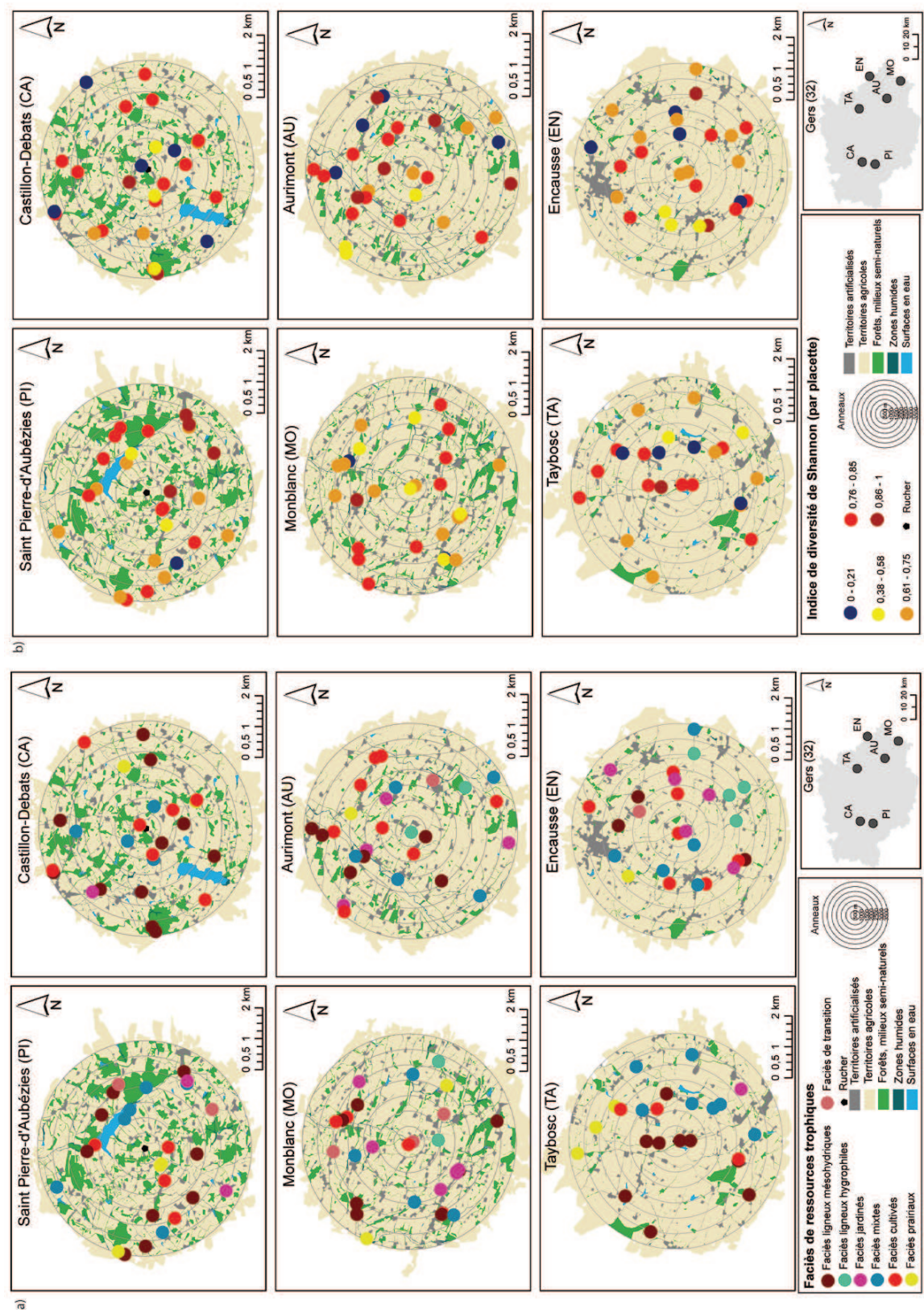


Figure 97 : Caractérisation de la diversité des faciès de ressources trophiques à travers l'étude de la richesse spécifique moyenne par placette (a), et de la variation de l'indice de diversité de Shannon inter et intra-faciès (b). Le seuil de significativité des résultats du test de Kruskal-Wallis a été fixé à $p < 0,05$ %.

Parallèlement à la richesse spécifique qui ne prend en compte que le nombre d'espèces, un indice de diversité de Shannon (H) intégrant également le niveau d'abondance / dominance des espèces a été calculé pour chacune des placettes appartenant aux sept faciès. Afin de permettre des comparaisons, les valeurs ont été « normalisées » au moyen de l'indice d'équitabilité de Pielou (H') ; les résultats obtenus étant dès lors compris entre 0 et 1. Ces derniers indiquent que plus de 80 % des placettes ont un indice de diversité élevé, supérieur à 0,5 sur 1. Les variations entre les placettes appartenant à un même type de faciès (intra-faciès) ne sont pas significativement différentes comme l'indique la figure 97.b contrairement à celles observées entre les faciès eux-mêmes. En moyenne, les faciès prairiaux et ligneux mésohydriques à hygrophiles semblent les plus diversifiés, ce qui confirme les tendances observées au niveau de la richesse spécifique ; soit un indice de $0,80 \pm 0,04$ pour les prairies et $0,79 \pm 0,08$ pour les ligneux. Les faciès cultivés disposent du niveau de diversité le plus faible soit $0,32 \pm 0,36$. Ces derniers connaissent de très fortes disparités.



On note une diversité nulle pour les cultures céréalières de type orge, blé, les parcelles de vigne gérées de manière intensive, ou encore de maïs, indiquant une absence de ressources pollinifères et nectarifères. Les parcelles de vignes gérées de façon « alternative » (préservation de la strate herbacée) comportent le plus fort indice de diversité (0,86). Les faciès mixtes, de transition, jardinés, et ligneux mésohydriques se situent proche des tendances observées pour les prairies et les ligneux mésohydriques à hygrophiles, avec un indice compris entre $0,69 \pm 0,11$ (faciès jardinés) à $0,78 \pm 0,09$ (faciès de transition).

La représentation spatiale de cet indice à l'échelle des placettes et des sites d'étude ne permet pas de constater de différences inter-sites ou inter-catégories de sites notables (Figure 98). Les résultats du test de Kruskal-Wallis confirment l'absence de différences significatives aux niveaux inter-sites ($H = 5,66$; $N = 158$; $ddl = 5$; $p = 0,339$) et inter-catégories de sites ($H = 2,27$; $N = 158$; $ddl = 2$; $p = 0,320$).

Au-delà de la diversité, les colonies étant étroitement dépendantes de la phénologie des espèces nectarifères et pollinifères, il convient d'appréhender cette dernière dimension, temporelle cette fois.

4.2.4. Approche phénologique des faciès

La mise en perspective de l'évolution des floraisons de chacun des faciès, en fonction des principales phases de développement des colonies au cours d'une saison, nous permet de constater des tendances intéressantes (Figure 99). Il convient de préciser que la durée de floraison prise en compte pour chacune des espèces inclut les phases de début et de fin de floraison, et ce, bien que certaines inflorescences soient encore au stade de bouton, ou à l'inverse, fanées.

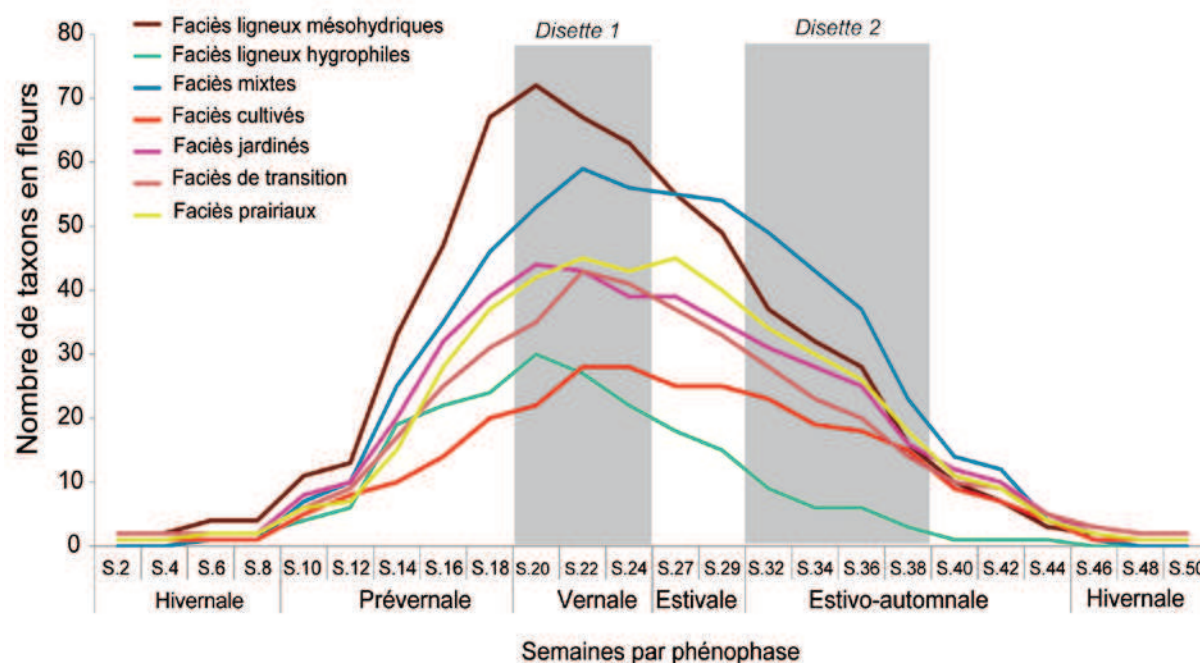


Figure 99 : Évolution phénologique des floraisons par faciès. Afin d'étudier la dynamique temporelle des différents faciès, le nombre de taxons en fleurs observé sur le terrain a été comptabilisé sur un pas de temps de 15 jours.

D'après les résultats issus du suivi de l'évolution des THV des colonies (abordés aux chapitres suivants), nous savons que la période d'activité hors hivernage de celles-ci s'échelonne entre début mars (semaine 10) et fin octobre (semaine 42) soit du début de la phase prévernale à la fin de la phase estivo-automnale. Or, d'après la figure 99, on constate un fort parallèle entre la période d'activité des colonies et celle durant laquelle un nombre important d'espèces végétales atteint le stade de floraison (début mars - semaine 10 - à fin octobre - semaine 42). Cette tendance se vérifie à l'échelle de chacun des faciès. Toutefois, des différences importantes sont à souligner.

Les faciès ligneux mésohydriques et mixtes comportent le plus grand nombre d'espèces en fleurs sur l'essentiel de la saison. Celui-ci correspond respectivement aux semaines 4 à 36 et 12 à 42. Sur la période d'activité des colonies (semaines 10 à 42), ce nombre atteint en moyenne 38 ± 23 taxons pour les faciès ligneux mésohygrophiles et 36 ± 18 taxons pour les faciès mixtes. À l'opposé, les faciès cultivés et ligneux mésohygrophiles à hygrophiles disposent du plus faible nombre d'espèces en fleur tout au long de la saison. Entre les semaines 10 à 42, celui-ci atteint une moyenne respective de 17 ± 7 et 13 ± 10

taxons en fleurs. Les faciès de transition, prairiaux et jardinés, se situent à l'interface entre ces deux grandes tendances. Ils comportent à peu près le même nombre moyen de taxons en fleurs tout au long de la saison, soit 18 ± 16 . Durant la période d'activité des colonies (semaines 10 à 42), ce nombre d'espèces varie entre 24 ± 12 et 27 ± 14 .

Le pic de floraison atteint son maximum fin mai (semaine 20) pour les faciès ligneux mésohydriques, mésohydriques à hygrophiles et jardinés. Celui-ci est atteint deux semaines plus tard soit au début du mois de juin (semaine 22), pour les faciès mixtes, prairiaux, cultivés, et de transition. Ces tendances nous amènent à constater qu'une grande majorité d'espèces sont en fleurs au moment même où les colonies sont confrontées à un manque de ressources. Ce pic est suivi d'une phase de défloraison progressive. Entre le pic de floraison lié aux différents faciès et la fin de la période d'activité des colonies (semaine 24), on constate une phase de défloraison plus rapide pour les faciès ligneux mésohydriques (90 %) et mésohydriques à hygrophiles (96 %) que pour les faciès jardinés (77 %) et cultivés (75 %). Celui-ci est de 80 % pour les faciès restant.

	Phénophases	Effectif N	ddl	Valeur de décision H	p value
Différences inter-faciès	Hivernale	49	6	25,03	0,000
	Prévernale	35	6	6,14	0,407
	Vernale	21	6	18,31	0,005
	Estivale	14	6	12,46	0,052
	Estivo-automnale	49	6	14,88	0,021
	Toutes	168	6	11,68	0,690

Test de Kruskal-Wallis

Tableau 24 : Étude des variations du nombre total d'espèces en fleurs entre les sept faciès ressources, en fonction des différentes phénophases. *Le seuil de significativité des résultats du test de Kruskal-Wallis a été fixé à $p < 0,05$ %.*

Malgré la diversité des tendances observées, on ne constate pas de différences significatives entre les faciès, quant au nombre total de taxons observés en fleurs, toutes semaines confondues (Tableau 24). Sur l'ensemble de la saison, les variations intra-faciès semblent prédominantes. À l'inverse, une approche à l'échelle des phénophases permet de constater des différences significatives entre les faciès, notamment aux périodes hivernale, vernale et estivo-automnale. Au

cours de la période hivernale, on constate une prédominance du nombre de taxons en fleurs au sein des faciès ligneux mésohydriques et de transition. En période vernale, cette prédominance s'observe au niveau des faciès mésohydriques et des mixtes, et en période estivo-automnale, au niveau des faciès mixtes, jardinés et prairiaux.

Concernant enfin la durée de floraison, on constate que les taxons situés au sein des faciès cultivés fleurissent en moyenne le plus longtemps, soit environ 17 ± 10 semaines contre 10 ± 4 semaines pour les taxons associés aux faciès ligneux mésohydriques à hygrophiles (Figure 100). Les variations entre les taxons sont les moins importantes sur ce dernier faciès (43 %). Elles atteignent leur maximum au sein des faciès de transition (73 %). Malgré les fortes disparités observées au niveau intra-faciès, le test de Kruskal-Wallis nous permet de constater des différences inter-faciès très significatives quant à la durée de floraison des taxons ($N = 474$; $ddl = 6$; $H = 17,23$; $p = 0,008$).

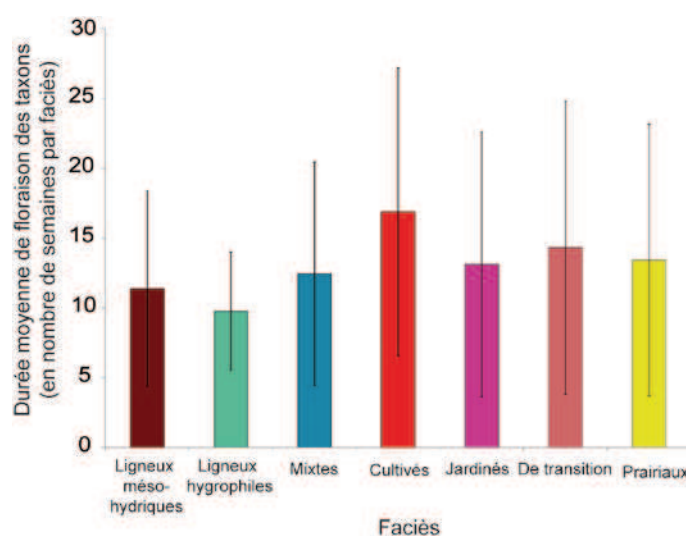


Figure 100 : Durée moyenne de floraison des taxons par type de faciès ressource

Les taxons ayant les plus longues durées de floraison concernent uniquement des espèces herbacées. Celles-ci sont relativement communes aux différents faciès. On retrouve notamment *Stellaria media* (48 semaines de floraison) présente au sein des faciès ligneux mésohydriques, de transition et prairiaux ; *Senecio vulgaris* (48 semaines de floraison) associée aux faciès cultivés, jardinés et de transition ; *Lamium purpureum* (24 semaines) observé dans les faciès ligneux hygrophiles et *Bellis perennis* (34 semaines) disponible dans les faciès mixtes,

jardinés, de transition et prairiaux. Les espèces disposant des plus longues durées de floraison sont de type ubiquistes, et correspondent majoritairement à des adventices des cultures et des jardins.

Nous venons d'étudier l'organisation spatiale des espèces nectarifères et pollinifères disponibles en contexte paysager agricole gersois et d'appréhender leur diversité et leur phénologie à l'échelle des différents faciès. Il convient maintenant de proposer une approche comparée entre les sites d'étude et les catégories de sites (PF, PI, PO). Pour ce faire, nous avons choisi de mobiliser un indicateur de Potentiel de Production de Miel (PPM) mis au point par Janssens *et al.* (2006) et inspiré des travaux de Guerriat (2000), Briane (1993) ou encore Béguin (1994).

4.3. Estimation du Potentiel de Production de Miel des mosaïques paysagères

L'objectif initial de l'indicateur PPM tel qu'utilisé par Janssens (*op.cit.*) consiste à évaluer le potentiel de production de miel d'un rucher. Dans notre cas, celui-ci vise à estimer la quantité de ressources nectarifères (exprimée en kilos ou en tonnes de miel) disponible tout au long de la saison, en fonction :

- des espèces nectarifères présentes à l'échelle paysagère ;
- et de l'occupation du sol propre à chaque site d'étude.

Autrement dit, cet indicateur doit nous permettre croiser l'approche spatiale développée au chapitre 3 (données exogènes) et les données espèces collectées *in-situ* (données endogènes). Le point de vue paysager et non apicole que nous avons choisi d'adopter nous a conduit à ne pas pondérer les valeurs obtenues, en fonction des capacités de butinage des colonies. Ce choix explique les fortes valeurs obtenues dans les résultats présentés ci-dessous. Résultats qu'il convient donc de considérer uniquement comme des tendances.

Dans le cadre de cette approche, les valeurs de référence liées aux espèces pollinifères n'étant pas disponibles dans la littérature scientifique, seules les espèces nectarifères ont pu être mobilisées. Dans un premier temps, le PPM a été appréhendé à l'échelle de chacun des sept faciès de ressources trophiques, et

exprimé en kg / ha et par phénophase. Il reflète le rendement de miel à l'hectare disponible par faciès. Dans un second temps, les valeurs ont été pondérées par les surfaces d'occupation du sol des sous-unités fonctionnelles propres à chaque site. Les résultats ont été exprimés en tonnes par site et ou en tonnes par sous-unité fonctionnelle et par phénophase.

L'échelle spatiale considérée pour le calcul du PPM total concerne les unités et sous-unités fonctionnelles et non les faciès. Les résultats nous ont permis de questionner la disponibilité de la ressource trophique propre en fonction du type de mosaïque paysagère.

4.3.1. Quelle contribution des faciès à l'apport de ressources nectarifères

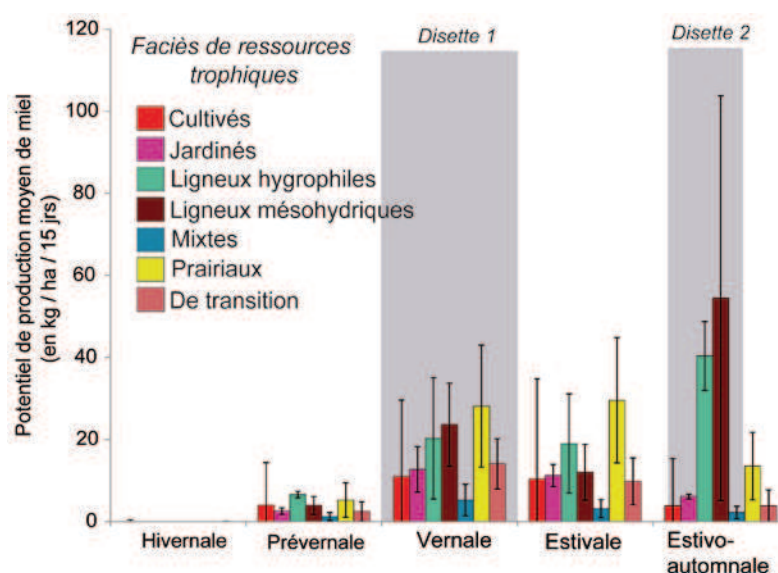


Figure 101 : Évolution du Potentiel de Production de Miel en kg / ha par faciès ressource, tout au long de la saison. La deuxième période de disette ne couvrant pas la totalité de la phase estivo-automnale, celle-ci a été matérialisée sur le graphique par une barre plus étroite que la largeur correspondant cette dernière phénophase.

La figure 101 nous permet de constater d'importantes disparités en termes de Potentiel de Production de Miel (exprimé en kg / ha) entre les faciès et entre les phénophases. Ces disparités traduisent une forte variabilité quant à la disponibilité spatiale et temporelle des ressources nectarifères.

D'après le test de Kruskal-Wallis, le PPM des faciès est significativement différent quelles que soient les phénophases considérées.

	Phénophases	Effectif N	ddl	Valeur de décision H	p-value
Différences inter-faciès	Hivernale	52	6	38,46	0,000
	Prévernale	52	6	15,85	0,014
	Vernale	52	6	17,97	0,006
	Estivale	52	6	20,8	0,002
	Estivo-automnale	52	6	31,8	0,000
	Toutes	52	6	62,00	0,000

Test de Kruskal-Wallis

Tableau 25 : Étude des variations du Potentiel de Production de Miel (PPM) entre les différents faciès ressources, et pour chacune des phénophases. *Le seuil de significativité des résultats du test de Kruskal-Wallis a été fixé à $p < 0,05$ %.*

Les faciès prairiaux, ligneux mésohydriques et ligneux mésohydriques à hygrophiles présentent le plus fort PPM en kg / ha au cours de chacune des phénophase, excepté en période hivernale. Autrement-dit, le potentiel de ces trois premiers faciès est prépondérant durant toute la période d'activité des colonies, du début de la phase prévernale à la fin de la phase estivo-automnale (semaines 10 à 24). Concernant les faciès ligneux mésohydriques et mésohydriques à hygrophiles, leur plus fort PPM s'observe en période estivo-automnale. Il atteint respectivement et en moyenne, sur une durée de 15 jours, $54,4 \pm 49$ kg / ha et $40 \pm 8,4$ kg / ha. Pour les prairies ce potentiel est à son maximum en période estivale durant laquelle il correspond à $29,5 \pm 15,3$ kg / ha / 15 jours. Ce potentiel par hectare s'avère nul en période hivernale.

À l'opposé, le faciès mixte présente le plus faible PPM / ha. Toutefois cette tendance est à relativiser puisque seuls les éléments paysagers ne pouvant être inclus dans les autres faciès ont été retenus pour calculer le potentiel de ce dernier. Il atteint son maximum en période vernale, soit en moyenne $5,2 \pm 3,8$ kg / ha / 15 jrs, tout comme les surfaces cultivées pour lesquelles le PPM s'élève à $11 \pm 18,6$ kg / ha. L'ampleur de l'écart à la moyenne traduit de très fortes disparités entre les éléments paysagers regroupés au sein de ce dernier faciès. Son potentiel minimal observé en phase hivernale ($0,1 \pm 0,3$ kg / ha) traduit le même type de tendance. Le PPM moyen des faciès de transition et jardinés atteint son maximum en période vernale à hauteur respective de 14 ± 6 kg / ha et $12,7 \pm 5,5$ kg / ha et son minimum en période hivernale durant laquelle il ne dépasse pas en moyenne plus de $0,03 \pm 0,02$ kg / ha.

Ces tendances nous permettent de constater de très fortes variations intra-faciès liées à une contribution très inégale des éléments paysagers constitutifs de ces derniers. Ces variations atteignent un taux maximal de 291 ± 115 % par phénophase pour les « surfaces cultivées », et un taux minimal de 27 ± 14 % pour les « espaces jardinés ».

Au niveau intra-faciès, l'élément paysager contribuant le plus fortement au potentiel des ligneux mésohydriques correspond aux forêts de résineux (1290 kg / ha / an). Il concerne les ripisylves (500 kg / ha / an) pour les faciès ligneux mésohydriques à hygrophiles, les prairies pâturées (502 kg / ha / an) pour les faciès prairiaux, le sarrasin (637 kg / ha / an) pour les faciès cultivés, les clairières forestières ($141,5$ kg / ha / an) pour le faciès jardinés, les bandes enherbées (204 kg / ha) pour les faciès de transition et les plantations d'alignement (56 kg / ha / an) pour les faciès mixtes.

Enfin concernant la première période de disette (disette 1), on constate d'importantes variations inter-faciès. Le potentiel prédominant s'observe pour les faciès prairiaux (30 ± 14 kg / ha en moyenne pour une durée de 15 jours), ligneux mésohydriques (24 ± 11 kg / ha) et hygrophiles (22 ± 17 kg / ha). Les éléments paysagers contribuant le plus fortement à ce potentiel correspondent respectivement aux pelouses et prairies pâturées, lisières de bois et bosquets, et ripisylves. Le faciès mixte offre le plus faible potentiel ($5,5 \pm 4$ kg / ha), les arbres épars liés aux milieux humides y contribuant le plus fortement. Les faciès jardinés et de transition suivent une tendance relativement semblable dite intermédiaire avec un potentiel moyen respectif de 13 ± 6 kg / ha et 14 ± 6 kg / ha sur une durée de 15 jours. Les clairières forestières présentent le plus fort potentiel pour ce qui est des faciès jardinés, et les bandes enherbées pour les faciès de transition. Enfin, concernant les cultures, le PPM moyen connaît des variations trop importantes pour être représentatif d'une tendance centrale. Toutefois on constate que les prairies artificielles - regroupées parmi les cultures suite à la caractérisation du profil des différents faciès - et le sarrasin, offrent le plus fort potentiel de ressources nectarifères à l'hectare durant la période de disette.

4.3.2. Approche comparée du PPM à l'échelle des sous-unités fonctionnelles et des sites

En intégrant la surface respective de chaque élément paysager, on obtient un indice de Potentiel de Production de Miel (PPM) global exprimé en kilos ou en tonnes. Afin de faciliter l'analyse et la mise en œuvre d'une approche comparée, les résultats ont été présentés non plus à l'échelle des faciès de ressources trophiques mais des sous-unités fonctionnelles par site. Les valeurs ont été ramenées à une même unité de temps par phénophase (15 jours). Bien que du point de vue floristico-écologique certains éléments paysager soient classés dans des unités fonctionnelles autres que celles déterminées au chapitre 3, nous avons fait le choix de conserver le classement initial afin de permettre des comparaisons avec les indices de structure. Les résultats issus de l'étude du PPM permettent de constater plusieurs tendances intéressantes.

4.3.2.1. Une contribution inégale des sous-unités fonctionnelles au PPM

D'après la Figure 102.a, on constate une prédominance du PPM moyen, par phénophase et par site, des surfaces « cultivées » (les prairies étant incluses dans cette catégorie) au détriment de la composante ligneuse. Cette tendance se confirme pour chacune des mosaïques paysagères et des phénophases liées à la période d'activité des colonies (prévernale à estivo-automnale), excepté en fin de saison (période estivo-automnale). Les cultures atteignent un PPM moyen maximal en période estivale durant laquelle celui-ci varie entre $22 \pm 1,24$ t / 15 jrs et 39 ± 3 t / 15 jrs. Ce potentiel connaît une forte régression en fin de saison à l'inverse des ligneux pour lesquels on observe à l'inverse, un net regain (17 ± 12 t / 15 jrs à $62 \pm 46,3$ t / 15 jrs), (Figure 102.b). Ce regain connaît toutefois de fortes variations au sein de la période estivo-automnale, quels que soient les sites, témoignant d'une contribution irrégulière des ligneux.

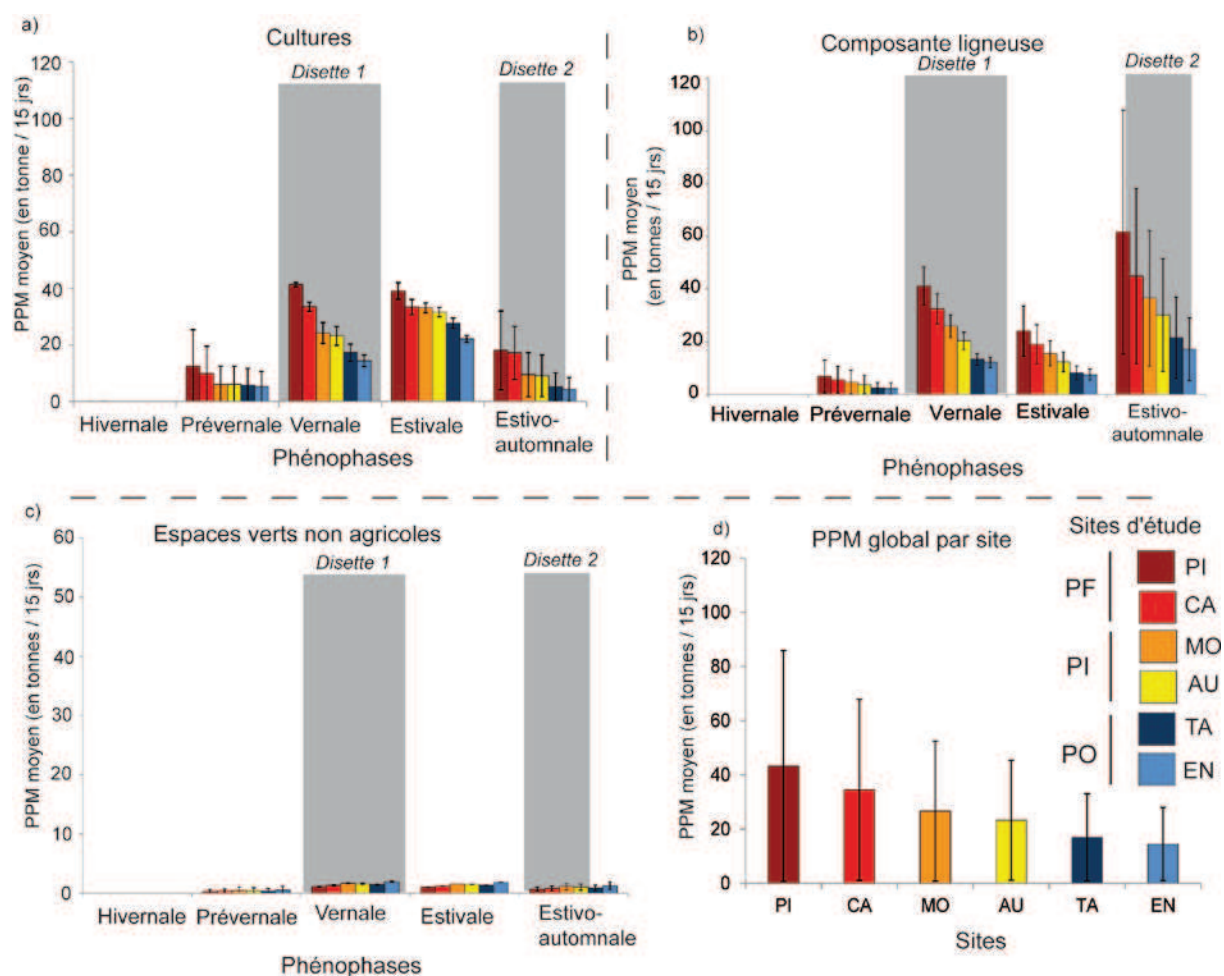


Figure 102 : Évolution du Potentiel de Production de Miel moyen (en tonnes / 15 jrs), par sous-unité fonctionnelle et par site, tout au long de la saison.

La sous-unité fonctionnelle liée aux espaces verts non agricoles présente un PPM moyen nettement inférieur aux surfaces cultivées et ligneuses. Celui-ci atteint son maximum en période vernale durant laquelle il varie entre $1,1 \pm 0,07$ t / 15 jrs et $1,9 \pm 0,1$ t / 15 jrs, quels que soient les sites d'étude concernés (Figure 102.c).

Concernant la première période de disette associée à la phase vernale, on constate un PPM moyen élevé, et relativement similaire entre la composante ligneuse et les surfaces cultivées. Celui-ci varie en moyenne entre 14 ± 3 t / 15 jrs et 41 ± 1 t / 15 jrs pour les cultures et entre 13 ± 2 t / 15 jrs et 44 ± 7 t / 15 jrs pour les ligneux. Les jardins ne semblent offrir que des ressources très secondaires. Celles-ci varient entre $1,12 \pm 0,064$ t / 15 jrs et $1,98 \pm 0,09$ t / 15 jrs.

Enfin on notera qu'au cours de la phase hivernale, l'offre en ressources nectarifères des sous-unités fonctionnelles reste très négligeable et ne dépasse guère plus de 0,11 t / 15 jrs en moyenne par site.

Parmi les trois sous-unités fonctionnelles présentées ci-dessus, les éléments paysagers qui les constituent contribuent de façon inégale au PPM. Concernant les surfaces cultivées, les îlots mixtes (liés à la classe 1 présentée au chapitre 3) présentent le plus fort potentiel quels que soient les sites. Pour les structures paysagères fermées (PF : PI et CA) on note également un rôle prépondérant des îlots liés à la classe 4 caractérisés par les surfaces prairiales. Pour ce qui est de la composante ligneuse, on note une forte contribution des espaces forestiers sur les sites fermés (PF) comme tend à le confirmer la cartographie du PPM entre un site fermé (PI) et un site ouvert (TA), (Figure 103). Sur les sites intermédiaires (PI : MO et AU) et ouverts (PO : TA et EN), le potentiel le plus élevé semble associé aux ripisylves. Enfin, parmi les espaces verts non agricoles, le rôle des jardins est nettement prédominant, quels que soient les sites.

Les mêmes tendances s'observent pour chacune des sous-unités fonctionnelles, en période de disette.

4.3.2.2. Une contribution inégale des mosaïques paysagères au PPM

À l'échelle des mosaïques paysagères, on constate une nette prédominance du PPM moyen des surfaces ligneuses et cultivées au sein des structures fermées (PF), tout au long de la saison (Figure 103). À l'inverse, les sites ouverts (PO) présentent le plus faible potentiel (Figure 103). Les sites intermédiaires (PI) se situent à l'interface entre les mosaïques fermées et ouvertes (Figure 102.a et b).

Ces tendances se confirment en période de disette. Le PPM lié aux mosaïques paysagères fermées varie entre $34 \pm 1,7$ t / 15 jrs et $41 \pm 0,97$ t / 15 jrs pour les cultures et entre $35 \pm 5,14$ t / 15 jrs et $44 \pm 6,5$ t / 15 jrs pour les ligneux, contre 14 ± 3 t / 15 jrs à $18 \pm 4,1$ t / 15 jrs pour les cultures et $13 \pm 1,8$ t / 15 jrs à 14 ± 2 t / 15 jrs pour les ligneux, au sein des mosaïques paysagères ouvertes.

Le PPM moyen lié aux espaces verts non agricoles connaît davantage de disparités. Alors qu'il est prédominant sur les sites EN (ouvert) et MO

(intermédiaire) il atteint son minimum sur les sites fermés (PF), tout au long de la saison.

Enfin, toutes les sous-unités fonctionnelles confondues, on constate une nette prédominance du PPM des mosaïques paysagères fermées (PF), 39 ± 38 t / 15 jrs. Les sites intermédiaires (PI) se situent à l'interface entre les sites fermés et ouverts (PO), 25 ± 24 t / 15 jrs. Ces derniers disposent du plus faible potentiel global quelle que soit la période de la saison considérée 16 ± 15 t / 15 jrs. Ces tendances restent à relativiser du fait des très fortes variations constatées au niveau intra-sites, à l'échelle des sous-unités fonctionnelles et des phénophases (Figure 102.d).

L'importance de ces variations intra-sites est telle qu'elle ne nous permet pas de constater de différences significatives en terme de PPM entre les sites voire entre les catégories de sites, à l'échelle de l'ensemble de la mosaïque paysagère et ou des sous-unités fonctionnelles appréhendées indépendamment (Tableau 26).

Echelle spatiale considérée		Phénophases	Niveau de comparaison	Effectif N	ddl	Valeur de décision H	p-value
Différences inter-sites et inter-catégories de sites	Tout le paysage ou unité fonctionnelle	Hivernale	sites	18	5	1,21	0,999
			catégories de sites	18	2	1,16	0,559
		Prévernale	sites	18	5	0,157	0,999
			catégories de sites	18	2	0,04	0,976
		Vernale	sites	18	5	1,04	0,958
			catégories de sites	18	2	0,947	0,622
		Estivale	sites	18	5	2,21	0,818
			catégories de sites	18	2	2,01	0,365
		Estivo-automnale	sites	18	5	0,53	0,990
			catégories de sites	18	2	0,45	0,796
		Toutes	sites	90	5	0,53	0,990
			catégories de sites	90	2	0,45	0,796
	Sous-unités fonctionnelles	Cultures	sites	30	5	7,24	0,203
			catégories de sites	30	2	6,97	0,030
		Espaces verts non agricoles	sites	30	5	1,97	0,852
			catégories de sites	30	2	1,52	0,465
		Ligneux	sites	30	5	2,55	0,768
			catégories de sites	30	2	3,12	0,210

Test de Kruskal-Wallis

Tableau 26 : Étude de variations du Potentiel de Production de Miel aux niveaux inter-sites et inter-catégories de sites. Le seuil de significativité des résultats a été fixé à $< 0,05$ %. Les valeurs p surlignées en gras indiquent des différences significatives

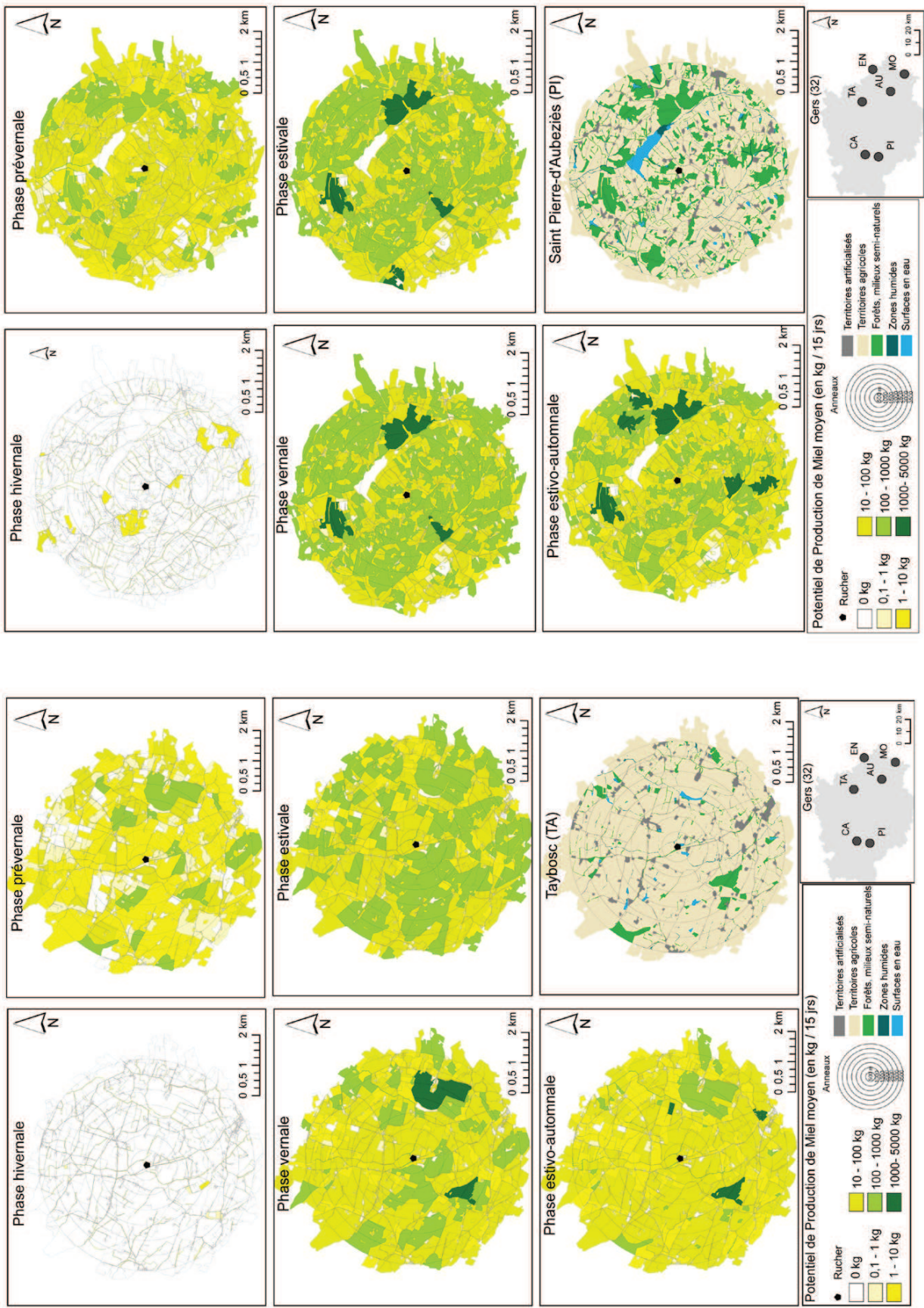


Figure 103 : Évolution du Potentiel de Production de Miel par phénomphase pour les sites TA (ouvert) et PI (fermé)

4.4. Discussion

L'objectif de ce chapitre consistait :

- dans un premier temps à étudier la composition, la dynamique et l'organisation spatiale des ressources floristiques d'intérêt nectarifères et pollinifères disponibles en contexte paysager agricole gersois;
- dans un second temps, à proposer une analyse comparée du potentiel de ressources trophiques disponible au sein de chacune des mosaïques paysagères, notamment à l'échelle de la composante ligneuse.

Les résultats issus de cette approche nous ont permis de répondre à la seconde partie de notre première hypothèse. Celle-ci consistait à présupposer du rôle stratégique des ligneux au regard des autres composantes de l'unité fonctionnelle, pour la pérennisation et l'apport de ressources trophiques en quantité tout au long de la saison. Une attention particulière a été portée sur la première période de disette.

Plusieurs travaux de recherche questionnent la nature des ressources pollinifères et nectarifères mobilisées par les colonies en fonction du contexte paysager via des analyses palynologiques et ou méliissopalynologiques (Requier, 2013 ; Odoux *et al.*, 2012 ; Louveaux, 1958 ; Hilgert-Moreira *et al.*, 2014 ; Kajobe, 2006). Rares sont celles proposant une caractérisation de la composition, (Odoux *et al.*, 2005 ; Frankl *et al.*, 2005) de l'organisation spatiale et de la dynamique temporelle des ressources floristiques d'intérêt trophique en partant du contexte paysager lui-même (Briane, 1993 ; Janssens *et al.*, 2006 ; Béguin, 1994 ; Béguin et Hegg, 2001). La plupart des études questionnant la disponibilité de ces ressources à l'échelle paysagère, ne portent que sur certains éléments bien spécifiques tels que les haies (Hannon et Sisk, 2009), les lisières de forêts (Bailey *et al.*, 2013), les parcelles de céréales (Holzschuh *et al.*, 2007), les jachères (Decourtye *et al.*, 2007 ; Decourtye *et al.*, 2008) etc.

L'originalité de notre approche est donc double. Elle réside d'une part dans la mise en perspective du rôle d'un type d'élément paysager ou sous-unité fonctionnelle (les ligneux) avec les autres composantes ; d'autre part dans le suivi phénologique des espèces floristiques, réalisé tout au long de la période

d'activité des colonies. À notre connaissance, ce type de suivi n'a encore jamais été réalisé à une telle échelle spatiale et temporelle, tout au moins en ce qui concerne les ressources pollinifères et nectarifères.

4.4.1. Quel bilan de la disponibilité spatio-temporelle des ressources floristiques pollinifères et nectarifères en contexte paysager agricole gersois

Les résultats issus de cette recherche nous permettent de constater la présence d'une large diversité d'espèces d'intérêt pollinique et nectarifère. Cette tendance a également été observée en zone de céréaliculture intensive, dans l'ouest de la France pour laquelle plus de 400 taxons ont été recensés (Odoux *et al.*, 2005 ; Odoux *et al.*, 2012). D'après les travaux de Haydak (1970), ou encore de Keller *et al.* (2005 a et b) et comme précisé au chapitre précédent, cette diversité s'avère nécessaire pour garantir l'apport de pollens à haute valeur nutritive permettant le développement des glandes hypopharyngiales chez les jeunes abeilles adultes ainsi que l'élevage du couvain. En contexte paysager agricole gersois, l'intérêt de cette diversité semble contrasté du fait des faibles taux de recouvrement et de présence observés pour les différents taxons. Ces taux, situés en deçà d'un seuil de 5 % pour une majorité d'espèces, ne permettent qu'une faible concentration spatiale des ressources pollinifères et nectarifères, contraignant les butineuses à parcourir de plus grandes distances (Steffan-Dewenter et Kuhn, 2003). Or, l'augmentation de ces distances tend à réduire le niveau de profitabilité énergétique des zones ressources (Seeley, 1991 ; Seeley, 1995). Au sein des mosaïques paysagères étudiées, seules les parcelles de cultures semblent permettre un tel niveau de concentration spatiale. Cependant, nous constatons qu'une majorité d'espèces recensées sont de type ubiquiste, permettant leur développement dans plusieurs types de milieux. Parallèlement, nous savons d'après les travaux de Grant (1950) ou plus récemment de Grüter *et al.* (2011), que les butineuses tendent à collecter pollens et nectars sur un même type de fleurs au cours d'un, voire de plusieurs voyages. Les auteurs parlent de « constance florale ». On peut donc supposer que la présence d'une même espèce dans plusieurs types de milieux permet de favoriser cette constance et de compenser ainsi le manque de profitabilité énergétique des zones ressources.

Parmi les espèces inventoriées, celles disposant du plus fort pourcentage de présence sont directement associées à la composante ligneuse. On observe notamment :

- *Rubus fruticosus*, qui dispose du pourcentage de présence le plus élevé pour l'ensemble des taxons. La concordance entre sa pleine période de floraison et la première phase de disette observée des semaines 20 à 24 sur les colonies, la rend fort intéressante pour compenser une partie du manque de ressources.
- Le lierre (*Hedera helix*), également très représenté. Celui-ci constitue la dernière ressource importante en période estivo-automnale, notamment pour l'apport de pollens. D'après Odoux *et al.* (2012), il représente plus de 77 % (13 g / jour) des réserves de pollen constituées durant cette période.
- Enfin on note une forte présence de *Cornus sanguinea*, qui toujours d'après les travaux d'Odoux *et al.* (*op.cit.*) est une espèce stratégique pour l'apport de pollens riches en protéines, en période vernale (printemps).

Pour ce qui concerne les herbacées, on note la prédominance des gaillets (*Galium aparine* et *Galium mollugo*). D'après les travaux de Requier (2013), ces derniers semblent faiblement mobilisés, à l'inverse de *Vicia sativa* également très présente et très recherchée par les butineuses du fait de son fort potentiel nectarifère (Decourtye *et al.*, 2010). Certaines adventices sont également très disponibles telles que *Convolvulus arvensis*, ou encore *Veronica arvensis* et *Veronica persica*, toutes deux très mobilisées en début de période estivo-automnale (août), pour la collecte de pollen (Odoux *et al.*, 2012).

En considérant l'ensemble des taxons nectarifères et pollinifères inventoriés, nous avons constaté que ces derniers se répartissent selon sept faciès distincts. En contexte paysager agricole gersois, cette répartition semble davantage contrainte par le niveau d'anthropisation des milieux et le gradient d'humidité édaphique que par les paramètres de pente, d'altitude, de morpho-pédologie, ou d'exposition. L'impact très limité des paramètres environnementaux d'origine naturelle s'explique par les faibles variations des conditions du milieu, observées à l'échelle de la sous-aire d'étude, délimitée au sein du département du Gers

comme précisé au chapitre méthodologie. Les répercussions des modes de gestion ou du niveau d'anthropisation des milieux sur la répartition spatiale et le développement des espèces nectarifères et pollinifères est confirmé par de nombreux travaux (Decourtye *et al.*, 2010 ; Davaine, 2012). Plusieurs facteurs sont généralement évoqués dont la fragmentation des espaces semi-naturels pérennes (Burel *et al.*, 2008 ; Ockinger et Smith, 2007), l'usage d'herbicides, la simplification des assolements, la réduction du temps de rotation entre les cultures, l'intensification dans la gestion des prairies etc., (Davaine, *op.cit.* ; Fried *et al.*, 2009 ; Olivereau, 1996 ; Jauzein, 2001). Concernant l'impact du gradient d'humidité édaphique sur l'organisation spatiale des ressources trophiques notamment ligneuses, celui-ci n'a été souligné que dans les travaux de Briane (1993), réalisés dans les Piémonts Pyrénéens. Pourtant ce gradient nous semble pertinent puisqu'il nous a permis de distinguer deux types de faciès habituellement non différenciés: les ligneux mésohydriques et mésohydriques à hygrophiles. Cette distinction est d'autant plus importante que les faciès ligneux mésohydriques à hygrophiles offrent certaines ressources floristiques très spécifiques aux milieux humides, tel que le saule (*Salix sp.*), mobilisé par les colonies en début de saison pour le démarrage du couvain (Requier, 2013 ; Rhoné *et al.*, à paraître). De plus la dynamique phénologique (Figure 99) et le niveau de diversité de ces deux faciès divergent fortement (Figure 97).

D'un point de vue phénologique, nous avons pu constater une forte prédominance du nombre d'espèces en fleurs au sein des faciès ligneux mésohydriques, tout au long de la période d'activité des colonies (semaines 10 à 42), à l'inverse des ligneux mésohydriques à hygrophiles. Au regard de l'ensemble des faciès, ces derniers présentent en effet le plus faible nombre d'espèces en fleurs tout au long de la saison. Cependant ils se caractérisent par un fort niveau de diversité, indispensable aux colonies pour permettre leur développement (Keller *et al.*, 2005 a et b). Les faciès ligneux mésohydriques à hygrophiles et mésohydriques semblent donc présenter un intérêt important pour l'apport de ressources trophiques tout au long de la saison, y compris lors de la première période de disette.

En effet, au cours de celle-ci, bien que nombre d'espèces arborées, arborescentes et ou arbustives soient en fin de floraison, on constate un maintien important du

nombre de taxons disponibles, au sein de la strate herbacée. La complémentarité des strates de végétation dans les faciès ligneux permet donc une compensation de l'arrêt de la floraison d'une partie des espèces, par une autre. Ce phénomène s'avère nettement réduit pour les faciès caractérisés par une seule strate de végétation tels que les faciès de transition, prairiaux, cultivés. De plus, malgré la fin de floraison d'une majeure partie des espèces ligneuses, on constate la présence de certains taxons de fort intérêt nectarifère et ou pollinifère tels que :

- *Robinia pseudoacacia* qui permet de produire jusqu'à 800 kg de miel par hectare (espèce sub-spontanée présente ponctuellement dans les jardins et également dans les bois) ;
- *Ligustrum vulgare* qui permet de produire plus de 200 kg de miel par hectare
- ou encore *Sambucus nigra* fortement mobilisé par les colonies pour le pollen etc. (Odoux *et al.*, 2012 ; Requier, 2013).

Au-delà des ligneux, nous avons pu constater une forte concomitance entre le début de la première période de disette et le nombre maximal d'espèces en fleurs au sein de chacun des faciès. Cette tendance a également été observée par Odoux *et al.* (*op.cit.*). Elle correspond à la phase de développement maximale des colonies (Odoux *et al.*, 2014 ; Requier, 2013) ainsi qu'à la fin de la floraison du colza (*Brassica napus*). Le colza étant très attractif pour nombre de pollinisateurs (Rollin *et al.*, 2013), nous supposons que la fin de sa période de floraison se traduit par une très forte augmentation de la concurrence inter-espèces. Nous supposons également que la présence de plusieurs strates de végétation au sein des faciès ligneux mésohydriques et mésohydriques à hygrophiles permet une légère compensation de ce manque de ressources ; hypothèse qu'il conviendra d'infirmier ou de confirmer au cours des chapitres suivants.

Concernant enfin le rôle des autres faciès dans l'apport de ressources trophiques, notamment en dehors de la période de disette, il semble relativement variable. Les faciès cultivés présentent le plus faible niveau de diversité (Figure 97). On note malgré tout la présence d'un nombre minimal de taxons en fleurs durant toute la phase d'activité des colonies ($17,3 \pm 7$). Ces taxons sont majoritairement

des adventices des cultures *apriori* très recherchées par les butineuses, tel *Papaver rhoeas*, *Mercurialis sp.*, *Veronica sp.* etc. (Odoux et al., 2012 ; Requier, 2013). Leur présence reste relativement instable du fait des pratiques agricoles mises en œuvres à l'échelle de la parcelle (Olivereau, 1996 ; Jauzein, 2001 ; Burel *et al.*, 2008). Les faciès prairiaux se caractérisent à l'inverse par le plus fort niveau de diversité et disposent d'un grand nombre de taxons en fleurs tout au long de l'année. Cependant d'après les travaux d'Odoux *et al.* (*op. cit.*) et Requier (2013), prairies et pelouses restent mobilisées de façon très secondaire par les colonies. Elles sont plus souvent mises à contribution lorsque les ressources liées aux faciès cultivés et ligneux se raréfient. De plus la qualité floristique des prairies temporaires semble conditionnée par « l'âge » de celle-ci, et les modes de gestions actuels et passés (les prairies naturelles étant floristiquement plus riches que les prairies temporaires), (Steffan-Dewenter et Tschardt, 2001 ; Eijrnaes *et al.*, 2008). Comme pour les prairies, les faciès de transition se caractérisent par un fort niveau de diversité et un grand nombre d'espèces spontanées en fleurs toute l'année. Ils permettent d'offrir des ressources alternatives aux cultures (Hopwood, 2010 ; Le Féon, 2010). Cependant, la disponibilité de ces ressources reste étroitement dépendante des modes de gestion associés, notamment des périodes de fauche et de la nature même des faciès de transition (Burel *et al.*, 2010). Les faciès jardinés se caractérisent, comme les précédents, par un fort indice de diversité et un nombre relativement important d'espèces en fleurs tout au long de la saison, comme le confirme l'étude d'Osborne *et al.*, 2008. D'après Persson (2011), ces derniers permettent le maintien d'une forte richesse spécifique et l'abondance de pollinisateurs sauvages. Cependant, du point de vue de l'abeille domestique, en contexte paysager agricole, les faciès jardinés ne semblent pas impacter la collecte de pollen (Odoux *et al.*, *op.cit.* ; Requier, *op.cit.*), contrairement à ce qui a été observé en milieu urbain (Loublier, 2010). Enfin, le rôle des faciès mixtes reste plus difficile à appréhender du fait de la diversité des éléments paysagers que ces derniers regroupent les espaces jardinés, de transition, ligneux hygrophiles etc. Leur rôle reste donc étroitement dépendant de leur nature.

In fine, au regard de l'ensemble des faciès ressources identifiés, nous pouvons constater que seuls ceux de type ligneux mésohydriques et mésohydriques à

hygrophiles offrent une forte complémentarité entre les strates de végétation. De plus, très mobilisés par les colonies, ils restent faiblement soumis aux différents modes de gestion évoqués au cours de ce chapitre. En contexte paysager agricole, le maintien d'une importante quantité et diversité de ressources nectarifères et pollinifères tout au long de la saison, y compris en période de disette, implique donc la conservation des faciès ligneux mésohydriques et mésohydriques à hygrophiles.

4.4.2. Quels impacts de l'organisation spatiale des mosaïques paysagères sur le Potentiel de Production de miel

Le Potentiel de Production de miel moyen appréhendé en kg / ha, sur un pas de temps de 15 jours, permet de constater le rôle prédominant des faciès ligneux et prairiaux dans l'apport de ressources nectarifères tout au long de la saison y compris en période de disette (Figure 102). L'importance de ces faciès a également été observée sur une plus courte période par Janssens *et al.* (2006). Certaines espèces disposant d'un fort taux de recouvrement et d'un fort potentiel de production journalier (en kg / ha), permettent d'expliquer ces tendances. Il s'agit notamment de *Medicago sativa* (5,1 kg / jour), *Onobrychis viciifolia* (7,1 kg / jour), *Trifolium pratense* (4,8 kg / jour) ou encore *Vicia sativa* (6,1 kg / jour) pour les prairies, et de *Rubus sp.* (8 kg / jour), *Hedera helix* (48 kg / jour), ou encore *Ligustrum vulgare* (20,1 kg / jour) pour les ligneux (Koltowski, 2006), (Annexe 26). Le fort potentiel de production de miel lié au lierre *Hedera helix* explique le rôle prédominant des ligneux observé en période estivo-automnale. L'intérêt des colonies pour la collecte de nectar issu de cette espèce, a été récemment démontré par les travaux de Garbuzov et Ratnieks (2014). Ces derniers ont pu constater que 79,7 % des abeilles domestiques observées sur *Hedera helix* collectaient du nectar.

À l'inverse des prairies et des ligneux, les faciès cultivés présentent un PPM moyen à l'hectare beaucoup plus faible et très contrasté selon le type de culture considéré. Alors que *Brassica napus* et *Fagopyrum esculentum* présentent un potentiel de production de miel journalier de 7 kg / ha, les céréales telles que *Zea mays*, ou le genre *Triticum etc.* ne permettent l'apport d'aucun nectar (Koltowski, 2006). Les importantes surfaces occupées par les céréales se traduisent par de véritables déserts alimentaires contraignant les butineuses à

accroître les distances pour la collecte de nectar, et générant une très forte instabilité paysagère (Davaine, 2012 ; Decourtye *et al.*, 2007 ; Steffan-Dewenter et Kuhn, 2003).

Appréhendé à l'échelle des sous-unités fonctionnelles, en prenant en compte la réalité spatiale des différents sites d'études, le potentiel de production de miel (en tonnes) s'avère légèrement plus élevé pour les cultures que pour les ligneux, excepté en fin de saison. Cette tendance s'explique par un taux de recouvrement des cultures (terres arables et prairies) supérieur à 70 % de la surface totale des sites d'étude, permettant de compenser le faible potentiel observé à l'hectare. En période estivo-automnale, la prédominance des ligneux s'explique par le fort potentiel à l'hectare de *Hedera helix*. Les écarts observés à cette même période sont liés à la fin de la floraison du lierre après lequel aucune autre espèce ne permet l'apport de ressources nectarifères conséquentes (Garbuzov et Ratnieks, 2014). On remarque de moins grandes variations du PPM moyen aux périodes vernale et estivale au sein des sous-unités fonctionnelles ligneuses et cultivées. Ces tendances peuvent s'expliquer par la présence d'un grand nombre de taxons en fleurs tout au long de ces deux phénophases en parallèle des cultures de colza et tournesol (Figure 99). Concernant les espaces verts non agricoles, on constate un potentiel relativement négligeable dû à leur faible taux de recouvrement.

À l'échelle globale des sites et sur une base de 15 jours, les mosaïques paysagères fermées (PF en comparaison de PI et CA) semblent présenter le plus fort PPM moyen (en tonnes), quelle que soit la période considérée, et ce, bien que les différences ne soient pas significatives (Figure 102). Cette prédominance pourrait s'expliquer par un taux de recouvrement plus important des ligneux et des ilots de cultures mixtes et prairiaux ; ces derniers disposant du plus fort PPM parmi l'ensemble des classes de cultures. Les écarts à l'échelle des sites sont le fait des fortes variations du potentiel de production de miel observé aux périodes prévernale et estivo-automnale.

À l'issue de ces résultats nous avons confronté le PPM moyen des unités et sous-unités fonctionnelles de chacun des sites, avec les indices de structures appréhendés au chapitre précédent. Seule une corrélation négative significative

avec l'indice d'agrégation (AI) a été observée à l'échelle de l'unité fonctionnelle ($p = 0,019$), (Annexe 27). Par conséquent, plus cette unité est agrégée, plus le PPM moyen est faible. Le plus fort niveau d'agrégation a été observé pour les mosaïques paysagères ouvertes (PO), les plus homogènes, et corrobore avec les résultats observés au niveau du PPM. L'absence de corrélations significatives supplémentaires avec les indices de structures traduit une faible influence de l'arrangement spatial des éléments sur la quantité de nectar disponible à l'échelle paysagère.

Conclusion

L'étude des ressources nectarifères et pollinifères en contexte paysager agricole gersoises nous permet de constater la présence d'une grande diversité d'espèces semi-naturelles, d'intérêt pour les colonies. Le développement et la répartition spatiale de ces espèces semblent fortement conditionnés par le niveau d'anthropisation des milieux et le degré d'humidité des sols.

Les ligneux occupent une place prépondérante dans l'apport de ressources trophiques pérennes et alternatives aux cultures :

- les ligneux mésohydriques permettent le maintien d'un grand nombre de taxons en fleurs tout au long de la saison y compris en période de disette;
- les ligneux mésohydriques à hygrophiles garantissent l'apport d'une large diversité d'espèces ;
- la sous-unité fonctionnelle correspondante présente un potentiel de production de miel à l'hectare supérieur aux cultures et permet d'offrir les dernières ressources importantes de la saison grâce à la présence du lierre.

Enfin, l'unité fonctionnelle des mosaïques paysagères fermées (PF) présente le plus fort potentiel de production de miel tout au long de la saison d'activité des colonies.

D'après ces résultats, les mosaïques paysagères fermées semblent donc les mieux disposées pour répondre aux besoins alimentaires quantitatifs et qualitatifs des colonies tout au long de la saison y compris en période de disette. L'ensemble de

ces résultats nous permet donc de confirmer la deuxième partie de notre première hypothèse, selon laquelle plus une mosaïque paysagère comporte de ligneux, plus la ressource trophique disponible est importante et pérenne.

Conclusion de la deuxième partie

Au cours de cette deuxième partie, nous avons tenté par le biais d'une approche à l'interface entre écologie du paysage et géographie, d'appréhender la disponibilité spatio-temporelle mais aussi qualitative et quantitative des zones de ressources trophiques. Pour ce faire, nous avons analysé :

- l'organisation spatiale des unités et sous-unités fonctionnelles à l'échelle de trois types de mosaïques paysagères agricoles variant selon un gradient de présence de ligneux ;
- la nature, la diversité et la quantité des ressources floristiques disponibles au sein de chacune de ces unités et sous-unités, tout au long de la saison.

Les résultats nous ont permis de confirmer le rôle stratégique des ligneux dans l'apport de ressources nectarifères et pollinifères pérennes, alternatives aux cultures. Ce rôle se confirme pour l'ensemble de la saison y compris en période de disette et nous amène à valider l'hypothèse selon laquelle :

« Plus la composante ligneuse est abondante, hétérogène, peu fragmentée et fortement connectée, plus la ressource trophique disponible à l'échelle de la mosaïque paysagère est importante et pérenne dans le temps et dans l'espace ».

Nous pouvons donc supposer que les structures paysagères fermées (PF) sont les plus adaptées et les mieux disposées pour :

- couvrir les besoins alimentaires des colonies durant tout leur phase d'activité ;
- améliorer leur résilience suite à la période de disette observée au mois de juin.

Afin de répondre à ces nouvelles hypothèses et d'infirmier ou de confirmer le rôle des ligneux il convient dans une troisième et dernière partie, d'étudier :

- les stratégies de butinage mises en œuvre, au sein des différentes mosaïques paysagères ;

- les répercussions de ces stratégies sur l'évolution des Traits d'Histoire de Vie des colonies ; cette dernière approche reflétant l'adaptation de celles-ci au contexte paysager.

Partie 3 – Étude de l'adaptation des colonies au contexte paysager



Introduction de la troisième partie

Selon Barbault (2008b), « *le cycle de vie des organismes résulte d'un ensemble de traits qui contribuent à leur survie et leur reproduction, donc à la valeur sélective (fitness darwinienne). [...] Ces combinaisons de caractère - [liées à la morphologie, la physiologie, l'éthologie, l'écologie et la démographie des espèces] - ont été appelées [...] « stratégies » « tactiques » : réunissant des traits qui fonctionnent ensemble et coévoluent entre eux, elles traduisent l'adaptation des populations à leur environnement* ».

Afin d'étudier les interactions abeille / paysage et de comprendre le rôle spécifique de la composante ligneuse dans l'apport de ressources trophiques et dans le développement des colonies en milieu agricole, ces stratégies ont été appréhendées sous deux aspects : l'acquisition des ressources d'une part et la reproduction d'autre part. Les résultats issus de leur analyse font l'objet de cette troisième et dernière partie et s'organisent en deux chapitres.

Le premier chapitre vise par le biais d'une approche semi-quantitative, à :

- caractériser la nature des ressources nectarifères mobilisées en contexte paysager agricole gersois tout au long de la saison ;
- étudier la place de la composante ligneuse dans l'apport de ces ressources, en fonction des différentes mosaïques paysagères retenues, au cours de chacune des phénophases y compris en période de disette.

Le second chapitre vise à :

- analyser et caractériser la dynamique démographique globale (ponte, mortalité, population adulte, etc.) des colonies et les quantités de ressources nectarifères et pollinifères collectées tout au long de la saison ;
- identifier les profils biodémographiques⁷³ des colonies et voir en quoi ces profils répondent aux différents types de structures paysagères étudiées ;
- appréhender la résilience des colonies face aux périodes de disette.

⁷³ Les profils biodémographiques correspondent à différentes formes d'adaptation des traits d'histoire de vie des colonies.

Le premier chapitre (5) de cette dernière partie doit nous permettre de répondre à l'hypothèse selon laquelle *«plus la composante ligneuse est présente à l'échelle du paysage, plus celle-ci est mobilisée par les colonies, notamment en période de disette»*. Celui-ci s'organise en trois temps :

- tout d'abord il s'agira de caractériser la nature et la diversité des ressources nectarifères mobilisées tout au long de la saison, en fonction des sous-unités fonctionnelles identifiées au chapitre 3 ;
- puis, nous nous intéresserons à l'évolution phénologique des stratégies de butinage ;
- enfin nous étudierons l'impact de l'organisation spatiale et de la composition floristique des mosaïques paysagères sur les stratégies de butinage.

Le second chapitre (6) doit nous permettre de répondre à une dernière hypothèse organisée en deux temps, à savoir que plus la composante ligneuse est présente à l'échelle de la mosaïque paysagère :

- *plus elle permet aux colonies d'accéder à une importante quantité de ressources nectarifères et pollinifères tout au long de la saison (approche quantitative) ;*
- *et plus elle permet une évolution régulière, dynamique et une meilleure résilience des colonies face à la période de disette du mois de juin.*

Afin de répondre à ces hypothèses, ce dernier chapitre s'organise en trois temps :

- tout d'abord il s'agira de caractériser l'évolution saisonnière globale liée à la dynamique de ponte et à la constitution des réserves alimentaires des colonies ;
- puis nous tenterons de dégager des profils biodémographiques en fonction des différents contextes paysagers étudiés ;
- enfin dans un dernier temps, nous tenterons de voir en quoi la composante ligneuse impacte l'évolution des traits d'histoire de vie des colonies.

Chapitre 5 : Analyse des stratégies de butinage

Introduction

Au cours du chapitre précédent, nous avons identifié et caractérisé la nature des espèces nectarifères et pollinifères disponibles en contexte paysager agricole gersois en fonction de chacune des sous-unités fonctionnelles. Afin de voir :

- dans quelles dimensions ces mêmes sous-unités et plus particulièrement la composante ligneuse sont mobilisées par les colonies pour la collecte de pollen et de nectar ;
- s'il existe des stratégies de butinage différenciées en fonction du gradient de présence de ligneux.

Il convient de caractériser les ressources trophiques mobilisées par les colonies tout au long de la saison et plus particulièrement en période de disette.

Cette approche s'appuie uniquement sur l'analyse de 72 échantillons de miel (analyses méliissopalynologiques) prélevés en 2011, durant la période d'activité des colonies. Plusieurs variables ont été observées telles que : la nature et la fréquence des taxons mobilisés, la nature des miellées et le spectre des sucres. Plusieurs taxons d'intérêt pollinique ont été observés dans les échantillons. N'ayant pu intégrer les données issues de l'analyse de pelotes de pollen, nous avons considéré ces derniers comme marqueurs des ressources mobilisées pour le pollen. Les tendances observées pour ces taxons permettent de dégager des résultats intéressants discutés en dernière partie de ce chapitre. Une analyse ultérieure et approfondie des pelotes de pollen (rohet post-doctoral) permettra de confirmer ou d'infirmer les résultats associés à ces derniers.

5.1. Caractérisation des ressources floristiques mobilisées en fonction des sous-unités fonctionnelles.

Dans un premier temps l'approche analytique développée vise à caractériser la nature et la diversité des ressources mobilisées à l'échelle des sous-unités fonctionnelles et de la saison, tous sites confondus. Le poids des taxons a été appréhendé par le biais du nombre total de grains de pollen comptabilisé. Bien que cette approche comporte quelques limites, seul ce critère permet à l'heure

actuelle de hiérarchiser l'importance des taxons. Une méthode de classification de ces derniers en fonction du nombre de grains de pollen, permet de distinguer quatre groupes (Louveau *et al.*, 1970). Les pollens dominants (> 45 % de grains de pollen par échantillon), pollens d'accompagnement (entre 16 et 45 % de grains), pollens isolés importants (entre 3 et 15 % de grains) et pollens isolés (< 3 %). Ces classes ont été mobilisées dans la mesure du possible.

5.1.1. Quel bilan des espèces nectarifères mobilisées ?

5.1.1.1. Caractérisation des familles mobilisées

Sur l'ensemble des 72 échantillons de miel analysés, 78 taxons ont été identifiés (Annexe 28). Ils se regroupent en 45 familles botaniques.

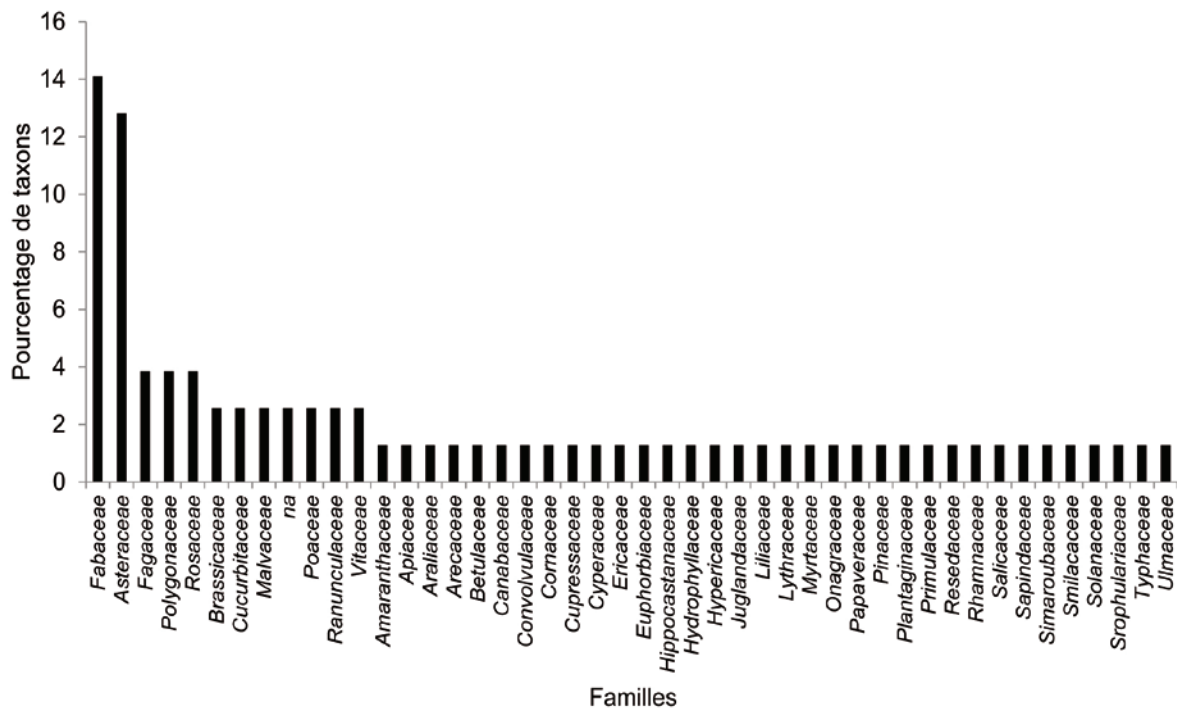


Figure 104 : Répartition du nombre de taxons par famille

Les colonies mobilisent donc un grand nombre de familles. Celles comptabilisant le plus de taxons concernent les *Fabaceae* (14 %) et les *Asteraceae* (13 %) (Figure 104). Les principales familles butinées correspondent également à celles disposant du plus grand nombre de taxons d'intérêt pollinifère et nectarifère recensé sur le terrain au cours de l'inventaire botanique. Toutefois, appréhendées en termes de pourcentage de grains de pollen, on constate une forte variation du poids de ces familles dans l'apport de ressources trophique, notamment

nectarifères, et un intérêt différencié des colonies pour celles-ci (Figure 105). Alors que les *Asteraceae* semblent offrir une grande quantité de ressources nectarifères, la famille des *Fabaceae* est de loin supplantée par les *Brassicaceae* qui représentent pourtant moins de 4 % du nombre de taxons butinés (Figure 104), et moins de 2 % des espèces recensées sur le terrain. Les familles les plus mobilisées en termes de nombre de taxons, voire les plus représentées sur le terrain, n'offrent donc pas forcément les plus grandes quantités de ressources.

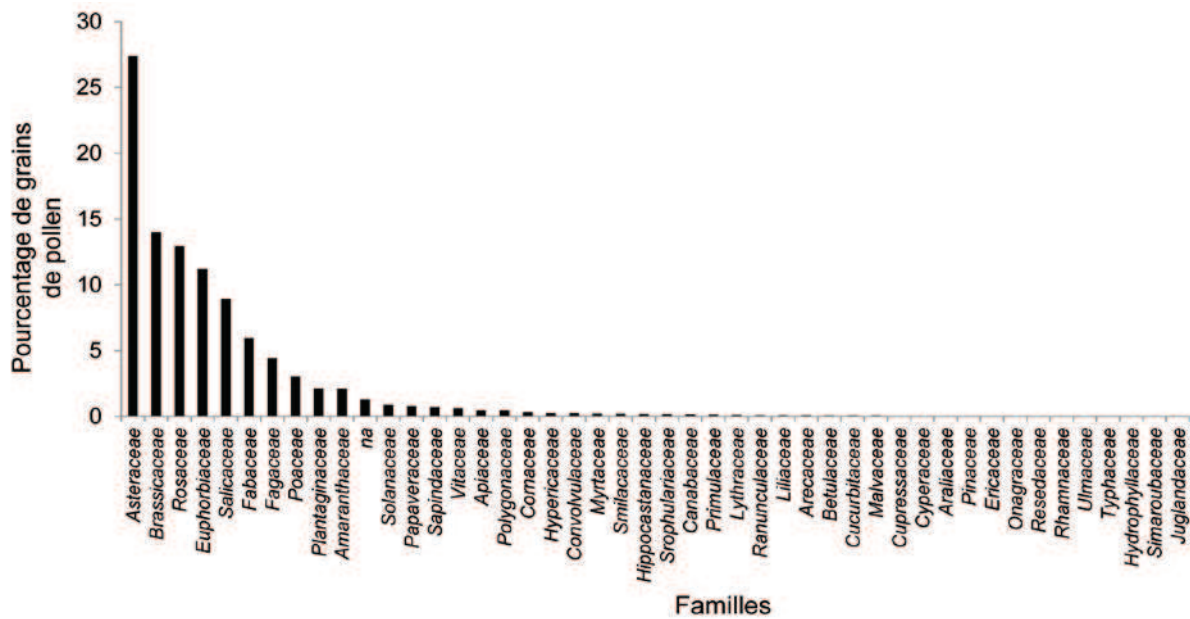


Figure 105 : Familles les plus mobilisées pour la collecte de nectar

Appréhendé en termes de pourcentage de grains de pollen, on constate que les 10 premières familles regroupent plus de 92 % des taxons (Figure 105). La majorité du nectar s'avère donc collecté sur un faible nombre de familles. Les *Asteraceae* se caractérisent par la présence du tournesol *Helianthus annuus* et dans de moindres proportions par la chicorée *Cichorium intybus* et les chardons *Carduus sp* (Annexe 28). Les *Brassicaceae* (14 %) sont essentiellement caractérisées par la présence du colza *Brassica napus*. Les autres *Brassicaceae* n'ont pu être déterminées lors de l'analyse méliissopalynologique, toutefois par recoupement, avec l'inventaire botanique réalisé, nous pouvons supposer la présence dans les échantillons de miel de la cardamine hérissée *Cardamine hirsuta* et de la cardamine des prés *Cardamine pratensis*. La famille des *Rosaceae* (13 %) regroupe l'ensemble des fruitiers tels que les pruniers *Prunus avium*, *Prunus domestica*, *Prunus spinosa* ; les pommiers *Malus pumila*, *Malus sylvestris*, les

aubépines *Crataegus monogyna*, *Crataegus laevigata* ; ou encore les ronces *Rubus sp.* Les *Euphorbiaceae* (11 %) sont essentiellement caractérisées par la présence de la mercuriale annuelle *Mercurialis annua*. Les *Salicaceae* (9 %) regroupent l'ensemble des saules *Salix babylonica*, *Salix caprea*, *Salix sp.* Les *Fabaceae* (6 %) rassemblent le robinier faux acacia *Robinia pseudoacacia*, le trèfle blanc *Trifolium repens*, le trèfle violet *Trifolium pratense*, plusieurs espèces de luzerne *Medicago sativa*, *Medicago lupulina*, *Medicago sp.*, la fève cultivée *Vicia faba*, le sainfoin *Onobrychis viciifolia* ou encore le lotier corniculé *Lotus corniculatus*. Les *Fagaceae* (5 %) sont majoritairement représentées par le châtaigner *Castanea sativa* ainsi que différentes espèces de chênes: *Quercus petrae*, *Quercus pubescens* et *Quercus robur*. Le châtaigner contrairement aux chênes est présent très ponctuellement sur les sites d'étude. Quelques individus apparaissent dans les jardins ou dans les haies. Le nombre important de grains parfois retrouvé dans les analyses méliissopalynologiques s'explique notamment par sa forte production de pollen, pouvant engendrer une sureprésentativité de ce taxon au regard de l'exploitation réelle qu'en font les butineuses. Les *Poaceae* (3 %) sont principalement représentées par le maïs *Zea mays*. Les *Plantaginaceae* (2 %) regroupent différentes espèces de plantains *Plantago lanceolata*, *Plantago media*. Enfin la famille des *Amaranthaceae* (2 %) désigne essentiellement le chénopode blanc ou *Chenopodium album*.

5.1.1.2. Caractérisation des taxons mobilisés au cours de la saison

- **Les taxons les plus représentés**

La majorité des taxons mobilisés soit 63 % sont des herbacés et pour 37 %, des ligneux. Plus de 60 % d'entre eux sont de type isolés, seuls 9 % apparaissent comme pollens dominants (Figure 106).

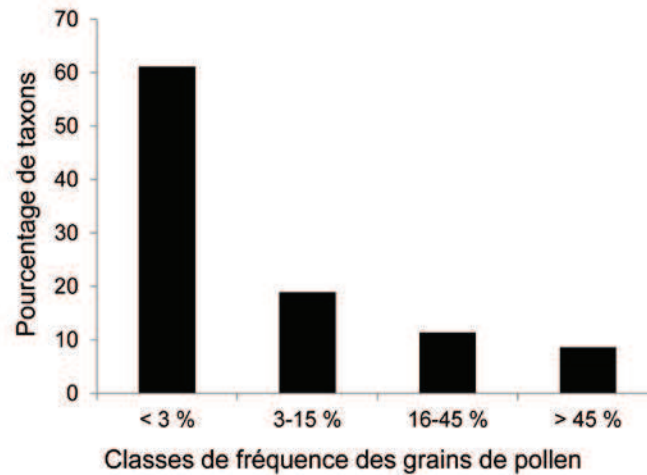


Figure 106 : Répartition des taxons par classe de fréquence, en fonction de nombre de grains de pollens comptabilisé

Tous relevés confondus, on note parmi les taxons les plus fortement mobilisés une prédominance des herbacés associés aux milieux cultivés dont en particulier : *Helianthus annuus* (26 %), suivi de *Brassica napus* (13 %) et de *Mercurialis annua* (11 %), adventice des cultures uniquement d'intérêt pollinifère. Quelques taxons liés à la sous-unité fonctionnelle ligneuse sont également fortement mobilisés : *Salix babylonica* et *Rubus fruticosus* (9 %), ou encore nombre de fruitiers de la famille des Rosaceae (4 %) (Figure 107).

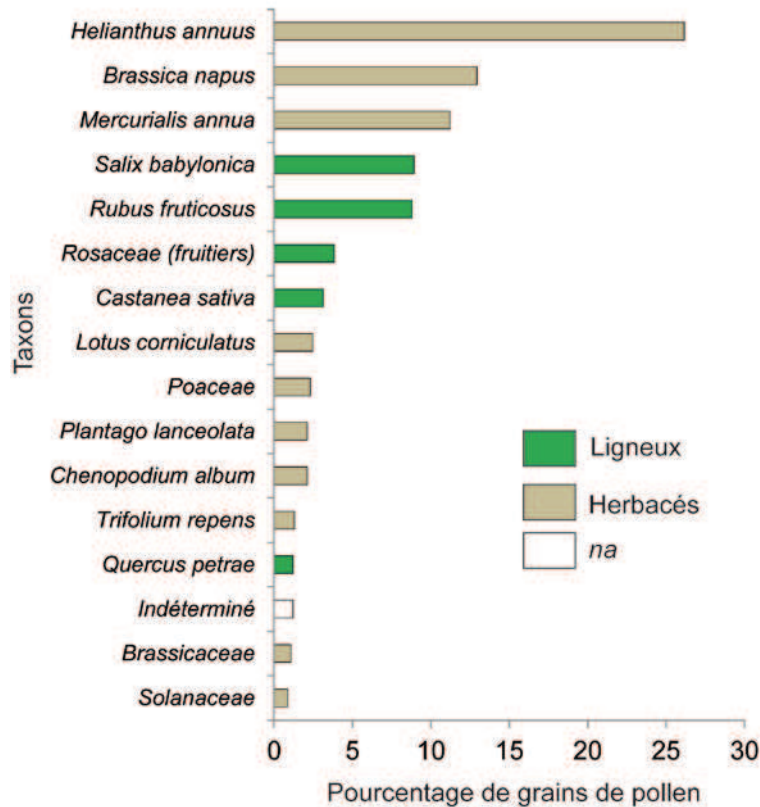


Figure 107 : Répartition des taxons ayant un pourcentage de présence supérieur à 1 (exprimé en pourcentage total de grains de pollen)

La collecte de nectar semble donc majoritairement associée à seulement quelques taxons dominants tels que précisés ci-dessus, les autres n'étant mobilisés que de façon complémentaire.

• Intérêt trophique des taxons

Parmi l'ensemble des 78 taxons identifiés dans les échantillons de miel, certains ne présentent aucun intérêt nectarifère : 27 sont uniquement mobilisés pour la récolte de pollen (*Papaver roheas*, *Mercurialis annua* etc.), 6 pour le nectar (*Carduus* sp) et 45 aussi bien pour le pollen que pour le nectar (*Helianthus annuus*, *Brassica napus*, *Rubus* sp, *Cornus sanguinea*, *Robinia pseudoacacia*). 11 des 78 taxons peuvent être mobilisés également pour le miellat: *Quercus* sp., *Salix* sp., *Castanea sativa* etc. On constate donc une nette prédominance des taxons à double «intérêt» : pollen et nectar. Les taxons uniquement mobilisés pour le pollen sont liés à une contamination des échantillons à l'intérieur même de la colonie. Malgré tout, leur prise en compte semble intéressante, car comme

précié en introduction, elle permet d’appréhender la nature des principaux taxons collectés pour le pollen, parallèlement à ceux mobilisés pour le nectar.

5.1.1.3. Origine spatiale des taxons mobilisés au cours des phénophases associées à la période d’activité des colonies

Au-delà de la nature des taxons mobilisés, il importe de rendre compte du niveau de contribution des différentes sous-unités fonctionnelles pour l’apport des ressources trophiques. Afin d’identifier l’origine spatiale de ces taxons, nous nous sommes appuyés sur l’inventaire floristique des espèces d’intérêt nectarifère et pollinifère, présenté au cours du chapitre précédent. Le croisement de ces deux approches nous permet de constater des tendances intéressantes (Figure 108). Sur les 78 taxons identifiés dans les échantillons de miel :

- 10 sont directement associés à la sous-unité fonctionnelle « cultures ». Cette catégorie regroupe l’ensemble des taxons utilisés pour cultiver, ainsi que les adventices associés. Les surfaces prairiales ont été traitées à part. Cette première sous-unité regroupe notamment des espèces telles que *Zea mays*, *Fagopyrum esculentum*, *Papaver rhoeas*, *Mercurialis annua*, *Helianthus annuus*, *Brassica napus* etc. ;
- 7 appartiennent exclusivement à la sous-unité fonctionnelle liée aux espaces verts non agricoles (jardins, bords de route, potagers de subsistance). On note notamment la présence de taxons caractérisés par un faible taux de recouvrement : *Gleditsia* sp., *Parthenocissus* sp., *Trachycarpus fortunei*, *Tilia* sp. etc. ;
- 23 sont associés à la sous-unité fonctionnelle ligneuse, tels que : *Hedera helix*, *Sorbus aucuparia*, *Sorbus torminalis*, *Quercus petrae*, *Acer campestre*, *Cornus sanguinea* etc. ;
- 11 correspondent exclusivement aux surfaces prairiales associées à la sous-unité fonctionnelle « cultures » : *Taraxacum officinale*, *Centaurea jacea*, *Phacelia tanacetifolia*, *Vicia faba* etc. ;



Figure 108 : Contribution des sous-unités fonctionnelles à l'apport de ressources trophiques tout au long de la saison, et nature des taxons mobilisés

- Enfin, 25 taxons ont été observés au sein de plusieurs sous-unités fonctionnelles en même temps. Il s'agit notamment de : *Convolvulus arvensis*, *Matricaria sp.*, *Bellis perennis*, *Oenothera biennis* etc.

Appréhendés à l'échelle de la saison, on constate que la mobilisation⁷⁴ de ces sous-unités varie fortement (Figure 109). Entre les phases prévernale et estivo-automnale, les surfaces cultivées (hors prairies) contribuent majoritairement à l'apport de ressources trophiques (nectar et pollen), soit en moyenne à hauteur de $53 \pm 18,5$ %. La sous-unité fonctionnelle liée aux ligneux intervient en seconde position, soit en moyenne à hauteur de 35 ± 20 % par phénophase, on note toutefois d'importantes variations au cours de la saison. Les surfaces prairiales sont mobilisées en moyenne à hauteur de 9 ± 5 % et seulement $3 \pm 2,5$ % pour les espaces verts. On note également un «attrait» inversé pour les cultures et les ligneux. Que ce soit pour le pollen ou pour le nectar, les ligneux sont fortement mobilisés en période prévernale 60 % et vernale 40 % ou première période de disette. Ils connaissent une nette régression en période estivale 10 % et une recrudescence en période estivo-automnale 20 % ou deuxième période de disette. Les cultures et adventices sont à l'inverse nettement prédominants en période estivale 60 à 75 % et estivo-automnale 65 %, malgré un début de régression. En début de saison la sous-unité fonctionnelle « culture » intervient en seconde position après les ligneux, soit à hauteur de 35 % en phase prévernale et de 40 % en phase vernale. Les prairies semblent particulièrement attractives pour le nectar à partir de la période vernale 7 % et le restent jusqu'à la fin de la saison. Leur intérêt augmente légèrement à partir de la période estivale 10 %. Les mêmes tendances s'observent en ne considérant que les taxons d'intérêt nectarifère (Figure 108).

- **Diversité et richesse spécifique mobilisée**

En terme de richesse moyenne spécifique par échantillon et par phénophase (tous sites confondus), on constate une mobilisation moins importante du nombre de taxons en période prévernale (7 ± 2) que durant le reste de la saison. De la

⁷⁴ Le poids des différentes sous-unités fonctionnelles a été évalué à partir du pourcentage de grains de pollen des taxons appartenant à chacune d'elles. Pour les taxons observés au sein de plusieurs sous-unités, une pondération du nombre de grains par la surface des sous-unités concernées a été réalisée.

période vernale à la période estivo-automnale, cette richesse reste relativement stable, variant seulement en moyenne entre $10 \pm 2,7$ et $10,3 \pm 2,2$ taxons par échantillon (Figure 109.a). Ces tendances s'avèrent significativement différentes ($N = 71$; $ddl = 3$; $H = 15,06$; $p = 0,001$) et traduisent une mobilisation moins importante du nombre de taxons en début de saison.

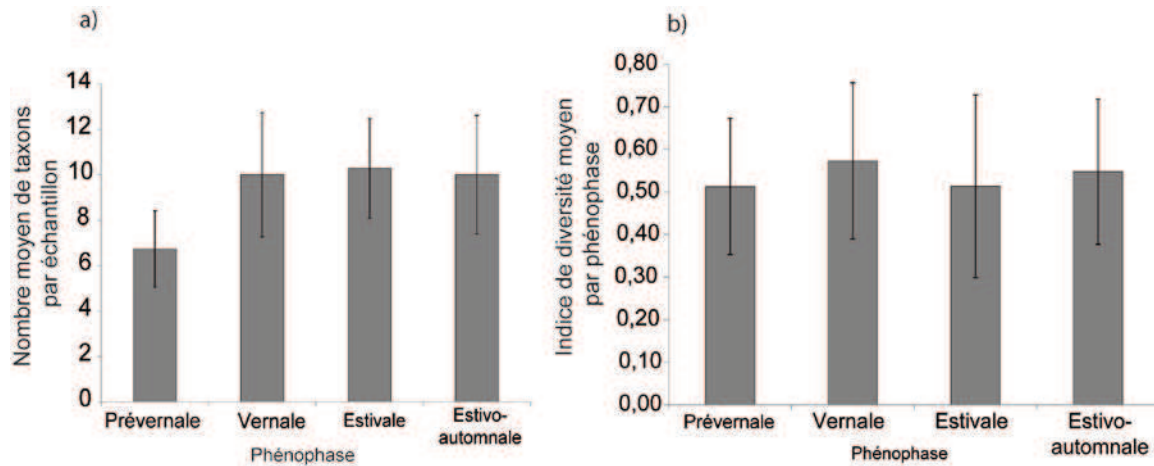


Figure 109 : Variation temporelle de la richesse spécifique (a) et de la diversité spécifique (b) moyenne par échantillon.

Malgré les tendances observées en terme de richesse, on constate que la diversité spécifique⁷⁵ moyenne par échantillon ne varie pas de manière significative entre les différentes périodes de la saison ($N = 71$; $ddl = 3$; $H = 1,40$ et $p\text{ value} = 0,703$) (Figure 109.b). Ces résultats viennent relativiser les tendances observées par le biais de la richesse spécifique. L'absence de différences significatives entre les phénophases traduit le poids prédominant de certains taxons dans l'apport des ressources pollinifères et avant tout nectarifères, tout au long de la saison. Cette tendance se confirme lorsque l'on observe la nature des espèces mobilisées au cours des différentes phénophases, ainsi que le pourcentage de grains de pollens associé (Figure 108). En période prévernale, les activités de butinage semblent étroitement associées à *Salix sp.* et *Brassica napus*. En période vernale on constate une forte mobilisation de *Rubus sp.*, *Brassica napus* et *Castanea sativa*. Enfin les périodes estivale et estivo-

⁷⁵ La formule mobilisée pour calculer l'indice de diversité de shannon par échantillon est la même que celle mobilisée pour calculer la diversité des espèces floristiques par placette. L'indice d'abondance dominante a été remplacé par le pourcentage des grains de pollen observé par taxon dans chacun des échantillons de miel.

automnale se caractérisent par la prédominance de *Helianthus annuus* et *Mercurialis annua*.

5.1.1.4. Caractéristiques des miels stockés dans la colonie

- **Origine spatiale des miels stockés**

Au-delà de la nature des taxons mobilisés pour la collecte de nectar, il importe de voir dans quelles proportions ces derniers contribuent à la constitution des réserves de miel stockées dans la colonie tout au long de la saison. Les résultats issus des analyses méliissopalynologiques ont permis d'identifier sept grands types de miels (Figure 110.a) :

- les miels multifloreaux de printemps qui se caractérisent par une nette prédominance de *Brassica napus* et des *Rosaceae* ;
- les miels multifloreaux de type toutes fleurs dominés par *Rubus sp*, *Helianthus annuus*, *Trifolium sp* et *Salix sp.* ;
- les miels monofloreaux de colza caractérisés par une nette prédominance de *Brassica napus* ;
- les « miels multifloreaux » de miellat constitués à partir de *Poaceae*, de *Castanea sativa*, ou de divers feuillus ;
- les miels monofloreaux d'acacia prédominés par *Robinia pseudoacacia* ;
- les miels monofloreaux de tournesol caractérisés par une large présence de *Helianthus annuus* ;
- et enfin les miels monofloreaux de ronce caractérisés par une forte prédominance de *Rubus sp*.

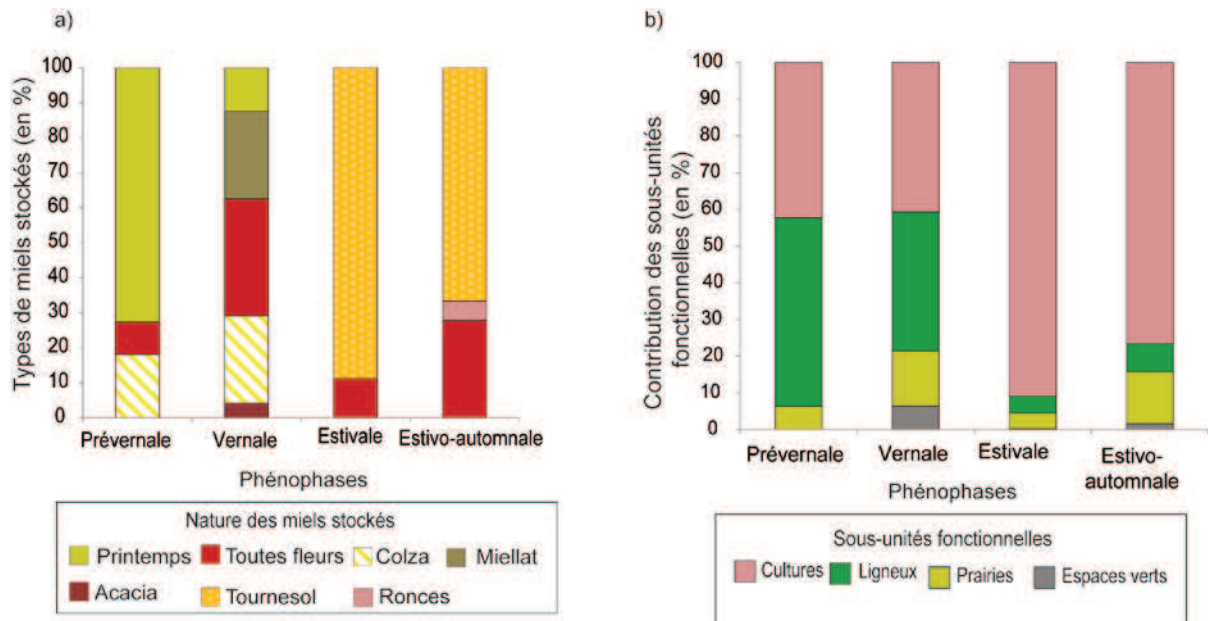


Figure 110 : Nature des miels stockés et pourcentage de contribution des sous-unités fonctionnelles à la constitution des réserves de miel

La nature des miels stockés varie selon deux échelles temporelles : la phénophase et l'ensemble de la saison (Figure 110.a). La plus grande diversité de miellées (5) observées au cours d'une même période correspond à la phase vernale ou première période de disette. Cette période se caractérise également par le pic de floraison décrit au chapitre précédent. On note une large prédominance de miels toutes fleurs (33 %) caractérisés par une certaine diversité de taxons dont *Rubus sp.*, *Vicia sp.*, *Onobrychis sp.*, *Trifolium sp.*, *Lotus sp.* etc. Les miels de colza et de miellat ont été observés dans les mêmes proportions (25 %) suivis des miels de printemps (13 %) et dans une moindre mesure d'acacia (4 %). Les miels de printemps se caractérisent par une forte prédominance de *Salix sp.*, de nombre de *Rosaceae*, d'*Acer campestre*, et de *Vicia sp.*

Le plus faible nombre de types de miellées observé au cours de la saison correspond à la phase estivale. Celle-ci se caractérise par une nette prédominance de miels monofloraux de tournesol (89 %) ; les miels toutes fleurs n'ayant été observés que pour 11 % des échantillons associés à cette phénophase.

Les phases prévernale et estivo-automnale se situent à l'interface, comptabilisant trois types de miellées. Celles réalisées en début de saison (période prévernale) sont essentiellement de type multiflorale à l'inverse des miellées constituées en fin de saison, majoritairement de type monoflorale. Bien que la période

prévernale correspond à la floraison du colza, les butineuses semblent également mobiliser d'autres sources de nectar dans d'importantes proportions telles que celles provenant des *Rosaceae*, de *Salix sp.*, d'*Acer campestre*, voire de diverses *Brassicaceae*. La période estivo-automnale se caractérise à l'inverse par une nette prédominance de *Helianthus annuus* (67 %). Seuls 27 % des échantillons analysés correspondent à du miel toutes fleurs, dominé par *Helianthus annuus* mais également par *Rubus sp.*, et *Trifolium sp.* La phase de floraison de *Rubus sp.*, et de *Helianthus annuus* ne se prolongeant pas au-delà de la fin de la période estivale ou début de la période estivo-automnale, nous pouvons émettre l'hypothèse que les miels stockés dans les colonies à cette période de l'année traduisent l'absence de grandes miellées entre la fin de la floraison du tournesol et le début de la floraison du lierre (*Hedera helix*), début septembre.

La diversité floristique des miellées observée tout au long de la saison permet de constater une contribution inégale des différentes sous-unités fonctionnelles à la constitution des principales réserves de miel (Figure 110.b). Deux sous-unités contribuent de façon majoritaire : les cultures (hors prairies), à 63 ± 22 % en moyenne par phénophase ; et les ligneux à $25,4 \pm 20$ %. La contribution des ligneux se caractérise par d'importantes variations au cours de la saison. Alors que les butineuses mobilisent majoritairement cette sous-unité aux périodes prévernale (51,4 %) et vernale (38 %), leur intérêt décroît fortement en deuxième partie de saison, durant les phases estivale (4,7 %) et estivo-automnale (7,7 %). La mobilisation des cultures atteint son maximum aux périodes estivale (90,7 %) et estivo-automnale (76,5 %). Leur contribution minimale s'observe en début de saison, aux périodes prévernale et vernale durant lesquelles elle est équivalente (41,5 %).

Les surfaces prairiales associées à la sous-unité fonctionnelle culture, contribuent de façon secondaire à la constitution des principales réserves de miel. Cette contribution s'observe essentiellement aux périodes vernale (15 %) et estivo-automnale (14 %), en dehors des phases de floraison des grandes cultures que sont le colza et le tournesol. Au cours des périodes prévernale et estivale, la contribution des prairies ne dépasse pas 6,4 %. Enfin, la sous-unité liée aux espaces verts non agricoles se caractérise par un très faible taux de participation

pour la constitution des réserves de miel. Ce taux atteint son maximum aux périodes vernale (6 %) et estivo-automnale (1,7 %), et son minimum en période prévernale (0 %).

En comparant la contribution des sous-unités fonctionnelles appréhendées par le biais du pourcentage de grains de pollen par taxons (Figure 108, graphique de droite), avec celle appréhendée par le biais des miellées dominantes (Figure 110.b), nous constatons quelques différences, notamment concernant la composante ligneuse. La première approche permet de constater une plus forte contribution de cette sous-unité aux périodes estivale et estivo-automnale qu'elle ne transparaît à travers les miellées. Face à ce constat, nous pouvons émettre l'hypothèse que les taxons mobilisés au sein de la composante ligneuse contribuent de façon très marginale à la constitution des principales réserves de miel observées durant la deuxième partie de la saison. Autrement dit, en contexte paysager agricole, seuls quelques taxons permettent aux colonies de réaliser de véritables réserves de miel.

5.2. Évolution phénologique des stratégies de butinage

Les besoins en ressources nectarifères et pollinifères de la colonie changent au cours du temps et engendrent une relation «évolutive» de l'abeille au paysage (Odoux et al 2012, Steffan-Dewenter et Kuhn 2003, Guerriat 2000). Afin de voir :

- la façon dont évoluent les stratégies de butinage tout au long de la saison ;
- l'impact du gradient d'ouverture *versus* fermeture du paysage sur les stratégies mises en œuvre.

nous avons réalisé une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) couplée à une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH), prenant en compte l'ensemble des individus (les sites) et des variables (la diversité taxonomique, le pourcentage de grains de pollen par taxon, la nature des miellées et le spectre des sucres associés).

5.2.1. Caractérisation des paramètres structurant la collecte de ressources trophiques:

Les résultats de l'Analyse Factorielle des Correspondances nous permettent d'observer une répartition des variables et des individus selon trois gradients qu'il convient de préciser (Figure 111).

5.2.1.1. Un gradient saisonnier

L'axe 1 organise les taxons selon un gradient opposant les périodes printanière et estivale (Figure 111).

Parmi les taxons caractéristiques du début de saison, on constate une forte prédominance de *Salix sp.*, des *Rosaceae* dont nombre de fruitiers, de *Cornus sanguinea*, *Quercus sp.*, *Acer campestre*, *Brassica napus* etc. La période estivale et la fin de saison se caractérisent par une forte présence de *Helianthus annuus*, *Mercurialis annua*, *Plantago sp.*, *Rubus sp.*, *Lotus corniculatus*, *Zea mays* etc.

5.2.1.2. Un gradient entre les pollens dominants et isolés

L'axe 2 oppose les échantillons caractérisés par une forte présence de pollens classés comme dominants (selon les critères méthodologiques mis en œuvre en méliissopalynologie notamment par Louveaux, *et al.*, 1970) aux échantillons caractérisés par une prédominance de pollens isolés (Figure 111). Les échantillons associés à la première catégorie se situent en haut de l'axe 2. Les taxons classés comme dominants concernent notamment *Helianthus annuus*, *Mercurialis annua*, *Lotus corniculatus*, *Plantago sp.*, *Rubus sp.*, caractéristiques des milieux ouverts ou en voie d'enfrichement. Les échantillons situés en bas de ce même axe se caractérisent par la présence de seulement deux taxons fortement prédominants, soit *Helianthus annuus* et *Mercurialis annua*. Parmi ceux classés comme isolés, on note la présence de *Cichorium intybus*, *Trifolium sp.*, *Centaurea jacea*, *Polygonum aviculare*, étroitement associés aux surfaces prairiales.

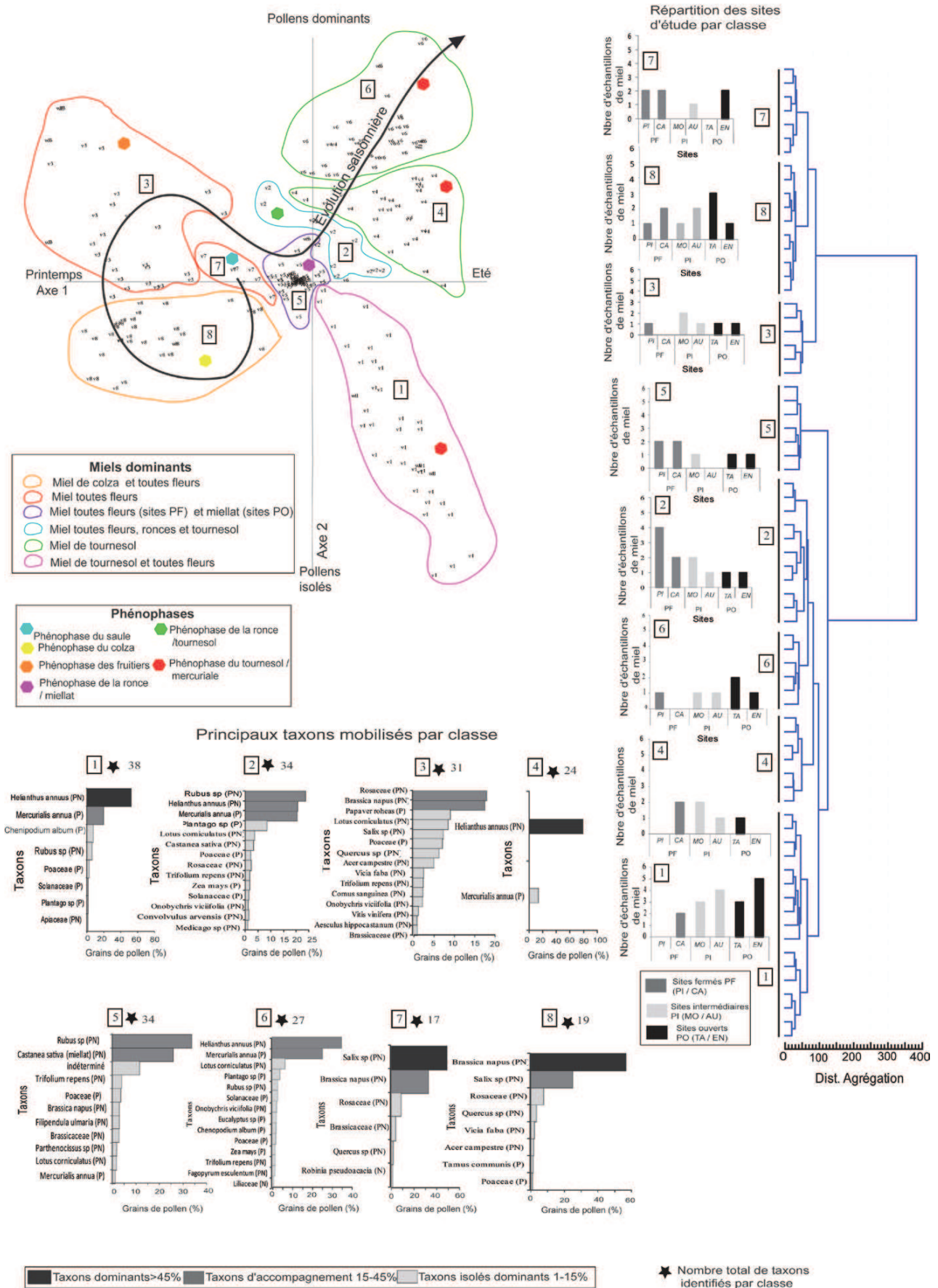


Figure 111 : Résultats de la classification ascendante hiérarchique présentée dans l'espace factoriel de l'AFC selon les axes 1-2.

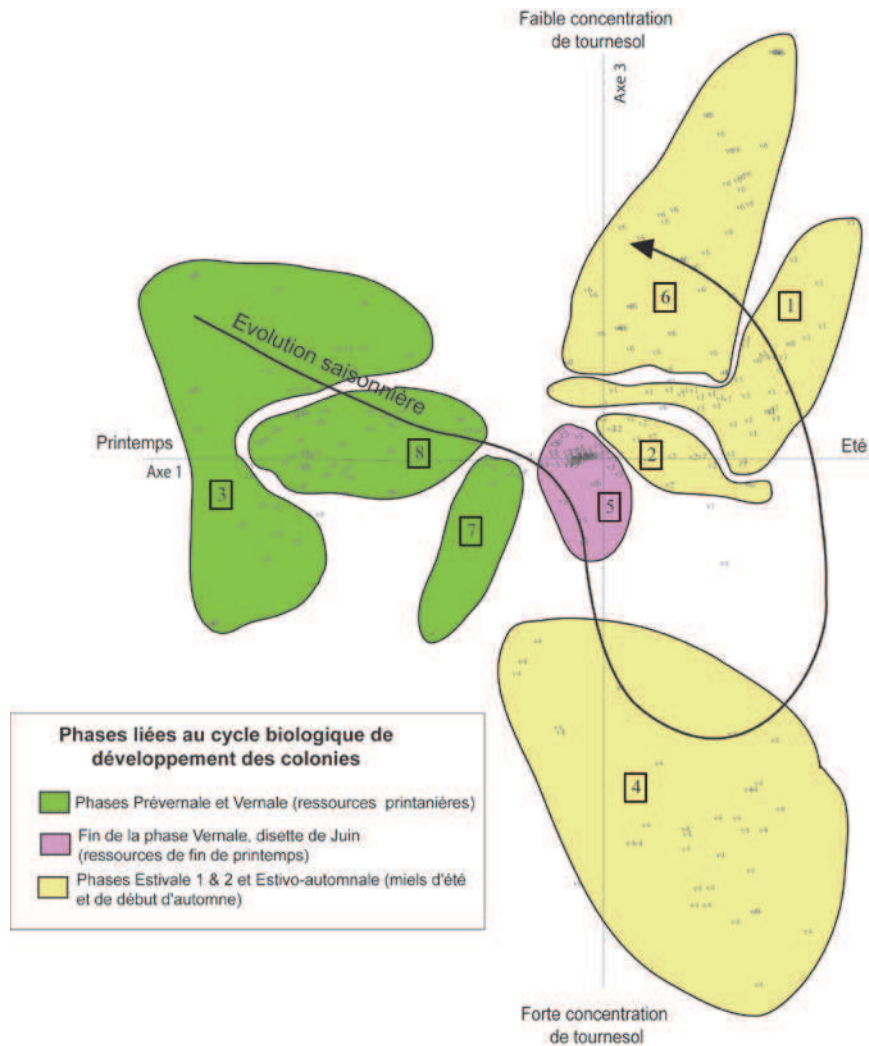


Figure 112 : Résultats de la classification ascendante hiérarchique présentée dans l'espace factoriel de l'AFC selon les axes 1-3

5.2.1.3. Un gradient de présence du tournesol

Le troisième et dernier axe appréhendé sur le plan factoriel 1-3 (Figure 112), organise les échantillons selon un gradient de présence ou de concentration du tournesol dans les échantillons de miels. Pour ceux situés en haut de l'axe, le tournesol est classé comme pollen ou taxon accompagnant, à l'inverse de ceux situés en bas de l'axe, pour lequel celui-ci est considéré comme dominant.

In fine, l'AFC nous permet de distinguer trois paramètres structurant pour la collecte de ressources trophiques et avant tout nectarifères, en contexte paysager agricole. Le premier paramètre correspond à l'influence de la saison et à la phénologie des espèces floristiques disponibles. La collecte de nectar et de pollen évolue au cours des différentes phénophases et s'adapte aux ressources

disponibles au même moment dans le paysage. Seule la période estivale semble fortement contrainte par la présence du tournesol. Le gradient de présence de tournesol correspond au deuxième paramètre structurant la collecte de ressources trophiques. À partir de la période estivale (juillet), la présence du tournesol dans le paysage génère un attrait tel, qu'une majorité de butineuses semble se concentrer prioritairement sur cette seule ressource, et ce malgré sa courte durée de floraison, délaissant quelque peu les autres taxons. On assiste à une forme d'hyperspécialisation de l'activité de collecte. Ce phénomène nous conduit au troisième paramètre structurant l'activité de butinage. Nous supposons que la floraison du tournesol génère deux types de comportements : l'un se traduisant par une concentration de l'activité d'une grande majorité de butineuses sur le tournesol. L'autre implique une diversification minimale des ressources parallèlement au tournesol, générant la présence d'un plus grand nombre de taxons classés comme dominants ou accompagnants dans les échantillons analysés.

5.2.2. Des stratégies de butinage évolutives :

Afin d'analyser plus en détail les stratégies de butinage mises en œuvre tout au long de la saison et de tenter de dégager des profils types, nous avons eu recours à une classification ascendante hiérarchique (CAH), couplée à l'AFC. La CAH nous a permis d'identifier 8 classes. Projetées dans les plans factoriels 1-2 et 1-3, ces classes s'organisent selon un gradient temporel ou phénologique. Ce dernier évolue de la phase prévernale à la phase estivo-automnale et traduit la présence d'une structure d'ordre matérialisée par la flèche (Figure 111 et Figure 112). Trois grandes périodes émergent regroupant chacune plusieurs classes :

- la période printanière associant les classes 3, 7 et 8 ;
- le pic de la première période de disette caractérisé par la classe 5 ;
- la période estivale et de fin de saison regroupant les classes 1, 2, 4 et 6.

En complément de la position des classes dans le plan factoriel, celles-ci ont été définies par des profils thématiques. Le détail de ces profils apparaît sur la figure 111. Pour chacune des classes, ce profil présente la liste des principaux taxons, le pourcentage de grains de pollen moyen observé par échantillon ainsi

que le pourcentage d'échantillons par site. Ces profils thématiques nous ont permis de réaliser une interprétation détaillée des classes, en complément de leur position dans l'espace factoriel.

5.2.2.1. La phase printanière (périodes prévernale et vernale)

La mobilisation des ressources floristiques au printemps s'organise de trois façons différentes.

La classe 7 regroupe majoritairement les sites fermés (PF : PI et CA). La diversité floristique mobilisée (richesse spécifique moyenne par échantillon) reste faible (7 ± 2 taxons) car caractéristique d'un début de printemps (avril) ou période prévernale. Le saule (*Salix sp.*) est majoritairement mobilisé (phénophase du saule), le colza (*Brassica napus*) est une plante d'accompagnement, présente à moins de 45 %. Le miel produit est essentiellement de type «toutes fleurs» : saule, colza, fruitiers (*Rosaceae*), chêne (*Quercus sp.*), acacia (*Robinia pseudoacacia*), (Figure 111).

La classe 8 est dominée par les sites ouverts ou PO (EN et TA), cependant les sites fermés (PF : PI et CA) et intermédiaires (PI : MO et AU) sont relativement présents. Cette classe se situe dans la phénophase du colza correspondant à la fin de la période prévernale ou début de printemps. Elle permet la réalisation de miel de colza. Le saule est nettement moins présent qu'en classe 7 mais reste tout de même fortement mobilisé. La richesse spécifique moyenne par échantillon est légèrement supérieure à la classe 7, soit $7 \pm 1,5$ taxons.

Enfin la classe 3 se caractérise par une prédominance des sites intermédiaires (PI) et ouverts (PO) bien que ces derniers soient plus faiblement représentés. Elle correspond au début de la première période de disette ou début de la phase vernale. La phénophase des fruitiers (*Rosaceae*) située aux périodes prévernale et vernale permet la réalisation de miel toutes fleurs et explique l'augmentation de la richesse spécifique moyenne observée par échantillon soit 13 ± 2 taxons. On note notamment la présence de nombre d'espèces fruitières, du colza, du trèfle (*Trifolium sp.*), du cornouiller (*Cornus sanguinea*), de l'érable (*Acer campestre*), de fèves (*Vicia sp.*), du saule, du lotier (*Lotus sp.*), du sainfoin (*Onobrichys sp.*). Le colza bien qu'également présent dans les mêmes proportions que les fruitiers

n'est pas caractéristique des miels stockés par les colonies. La forte concentration du nombre de grains de pollens associé s'explique par une présence encore importante de miel de colza stocké dans la ruche en période prévernale.

Les faciès cultivés ainsi que la composante ligneuse sont majoritairement mobilisés au printemps. La teneur des miels en saccharose et fructose est la plus faible au regard des autres classes.

5.2.2.2. Le pic de la première phase de disette (juin ou fin de la période vernale)

Situé en fin de période vernale début de période estivale, le pic de la première période de disette est caractérisé par la classe 5 (Figure 111). Il se situe dans la phénophase de la ronce (*Rubus sp.*), du miellat de châtaigner (*Castanea sativa*) et de graminées (*Poaceae*). Le pourcentage de grains de pollens de ronces et de châtaigner est prépondérant (15 à 44%). Sur les sites fermés (PF), on constate la production de miel toutes fleurs (ronces, acacia (*Robinia pseudoacacia*), trèfles (*Trifolium sp.*) alors que du miel de miellat est majoritairement observé sur les sites intermédiaires (PI) et ouverts (PO). La composante ligneuse reste fortement mobilisée. On observe une légère augmentation de la richesse spécifique moyenne par échantillon entre la pleine période printanière et le début de l'été. On passe ainsi de $8,60 \pm 3,24$ taxons sur l'ensemble des classes 7, 8 et 3 à $10,28 \pm 1$ sur la classe 5. Cette augmentation confirme la présence d'un grand nombre d'espèces en fleurs dans le paysage durant la période de disette.

5.2.2.3. La fin de saison (périodes estivale et estivo-automnale)

La classe 2 se situe à cheval sur les périodes estivales (début juillet à mi-août) et estivo-automnales (mi-août à mi-septembre). Les sites fermés (PF) sont nettement prépondérants. Cette classe est caractérisée par la phénophase du tournesol (*Helianthus annuus*) et de la ronce (*Rubus sp.*) et par la production de plusieurs types de miels. Le miel dominant est de type toutes fleurs (tournesol, trèfles, luzernes (*Medicago sp.*), ronces) avec une présence tout de même importante du tournesol. Des miels de miellat, de tournesol et de ronce sont également générés. Trois types de taxons dominant: la ronce, le tournesol et la mercuriale (*Mercurialis annua*). Les cultures et adventices des cultures sont fortement représentées (maïs (*Zea mays*), solanées (*Solanaceae*), chénopode

(*Chenopodium sp.*) etc.) ainsi que les taxons associés aux prairies (la luzerne, le trèfle, le lotier (*Lotus sp.*)).

Les classes 1, 4 et 6 se situent dans la phénophase du tournesol et de la mercuriale et sont caractéristiques des périodes estivales et estivo-automnales. Pourtant quelques différences existent. Les classes 4 et 6 se caractérisent par une plus forte teneur en saccharose et en fructose des miels contrairement aux classes 1 et 2. Le miel monofloral de tournesol est majoritairement produit bien que l'on note également la présence en faible proportion de miels toutes fleurs en classe 4. La richesse spécifique moyenne par échantillon connaît d'importantes variations. Bien qu'elle soit la plus faible en classe 2, soit $9,36 \pm 2,4$ taxons, elle connaît de plus amples variations pour la classe 1 avec $12,3 \pm 9,35$ taxons observés par échantillon. La classe 6 se caractérise par l'indice de richesse le plus élevé soit $15,7 \pm 7$, avec malgré tout de fortes variations autour de la moyenne. Enfin la classe 4 se situe à l'interface entre les classes 1 et 2, avec une diversité de $10,6 \pm 1,63$ taxons par échantillon. Ces tendances restent malgré tout supérieures à celles observées en période printanière.

Enfin, la classe 4 est dominée par les sites intermédiaires (PI), la classe 6 par les sites ouverts (PO). La classe 1 est dominée par les sites ouverts (PO) et intermédiaires (PI) et se distingue par une production de miels plus diversifiés de type tournesol, toutes fleurs et miels de miellat. Le miel de tournesol reste tout de même prépondérant.

5.3. Impacts de l'organisation spatiale des mosaïques paysagères sur l'exploitation spatio-temporelle des ressources nectarifères

En couplant les résultats issus de l'analyse du spectre pollinique des échantillons de miel à l'inventaire botanique, nous avons pu identifier les sous-unités fonctionnelles mobilisées pour la collecte des ressources trophiques au sein des différentes mosaïques paysagères. Cette approche appliquée aux périodes prévernale et estivo-automnale sur un site ouvert (PO : TA) et un site fermé (PF : PI) permet de constater des différences intéressantes.

Comme nous avons pu l'observer au cours du chapitre 3 concernant l'étude de l'organisation spatiale des mosaïques paysagères, l'occupation du sol connaît

d'importantes variations entre les sites fermés (PF) et ouverts (PO). Ces différences se traduisent par une inégale contribution des structures paysagères à l'apport de ressources trophiques tout au long de la saison (Figure 113).

5.3.1. La période prévernale : une mobilisation inégale des sous-unités fonctionnelles

En période prévernale on constate une mobilisation potentielle des sous-unités fonctionnelles correspondant à 70 % du paysage sur PI (prairies temporaires / artificielles / permanentes, pelouses, jardins, colza et ligneux) contre 20,7 % sur TA (prairies temporaires / artificielles / permanentes, pelouses, jardins, colza et ligneux) avec un plus grand intérêt porté à la composante ligneuse ainsi qu'au colza qui représentent respectivement 26,2 % de la surface sur PI contre 8 % sur TA en 2010 (Figure 113). Le colza représente à lui seul 145 hectares sur PI et 64 ha sur TA. Il se situe en moyenne à $2,9 \pm 0,7$ km du rucher PI contre $1,5 \pm 0,7$ km de TA (si l'on considère le cenroide de l'ilot de chacune des parcelles). Il est mobilisé à hauteur de 33 % sur PI contre 89 % sur TA.

Les ligneux moins présents sur TA sont également moins concentrés dans l'espace. Sur PI, 82 hectares soit 7 % des ressources ligneuses disponibles se situent dans un rayon de 1 km autour du rucher contre 12 hectares soit 4 % des ressources ligneuses sur TA. En période prévernale 64 % des grains de pollens observés dans les échantillons de miels prélevés sur le site PI sont associés aux ligneux, contre 13 % sur TA.

5.3.2. La période estivo-automnale : une forte mobilisation de l'ensemble de la mosaïque paysagère

En période estivo-automnale la nature des sous-unités fonctionnelles mobilisées change. 96 % de la superficie liée au site PI offre les ressources floristiques recherchées en fin de saison contre 97 % sur TA (Figure 113). Sur ce dernier, le tournesol (*Helianthus annuus*) est la principale ressource mobilisée pour le pollen et le nectar avec la mercuriale (*Mercurialis annua*), adventice des cultures (uniquement mobilisée pour le pollen). Le tournesol occupe 27 % de la superficie du site TA soit 1234 hectares contre 2 % ou 92 hectares sur PI. Sa distance moyenne aux ruchers varie peu : $2,5 \pm 0,8$ km sur TA contre $2,3 \pm 1,2$ km sur PI. Malgré ces importantes variations en terme d'occupation du sol, le pourcentage

de grains de pollens de tournesol observé dans les échantillons de miel varie très faiblement entre PI et TA: 44 % pour PI contre 41 % pour TA.

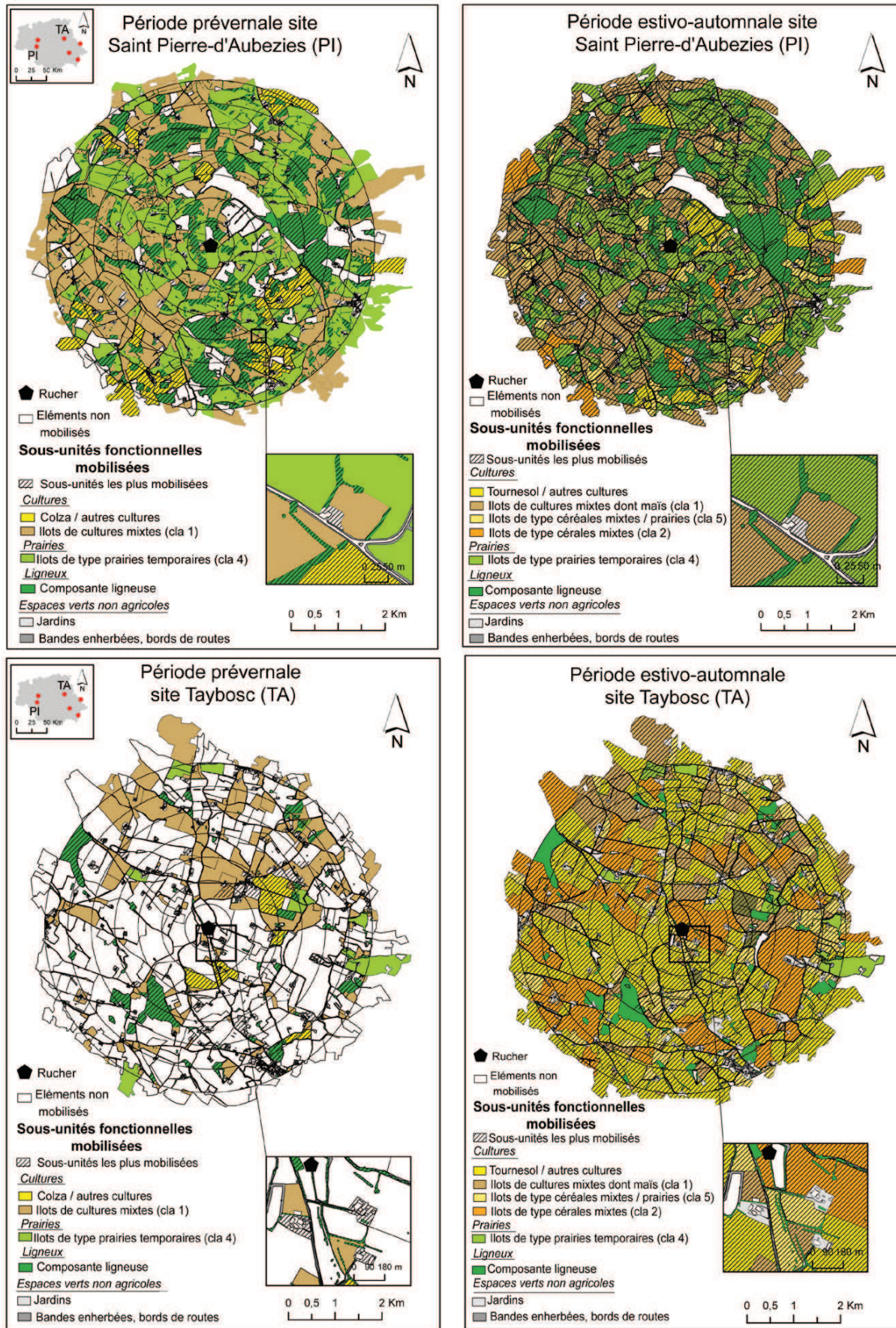


Figure 113 : Évolution spatio-temporelle des sous-unités fonctionnelles mobilisées pour la collecte des ressources trophiques, entre un site ouvert (TA) et un site ferm (PI)

En période prévernale, la distance moyenne des zones ressources aux ruchers est de $2,45 \pm 0,3$ km sur PI contre $2,21 \pm 0,45$ km sur TA. En période estivo-automnale, celle-ci est en moyenne de $2,3 \pm 0,08$ km sur PI contre $2,5 \pm 0,06$ km sur TA. Les distances sont donc légèrement plus élevées sur le site fermé PI que sur le site ouvert TA.

5.4. Discussion

L'objectif de ce chapitre consistait à :

- analyser les stratégies de butinage mises en œuvre par les colonies tout au long de la saison ;
- appréhender l'influence des différentes mosaïques paysagères sur la mise en œuvre de ces stratégies.

L'originalité de cette approche se base sur la nature de l'exploitation des données mélikso-palynologiques et sur le suivi phénologique réalisé. En effet ce type de données est généralement utilisé pour connaître l'origine botanique et géographique des miels récoltés (Louveaux *et al.*, 1970 ; Stawiarz et Wroblewska, 2010 ; Valencia-Barrera *et al.*, 1994). À notre connaissance, une seule étude à ce jour, a cherché à appréhender l'évolution phénologique des ressources trophiques mobilisées par les colonies en fonction du contexte paysager, par le biais de ce même type d'approche (Requier, 2013). La plupart des études réalisées à ce sujet se basent généralement sur l'analyse de pelotes de pollens plutôt que de prélèvements de miels (Odoux *et al.*, 2012 ; Decourtye *et al.*, 2008 ; Louveaux, 1958a ; 1958b ; 1959). Cependant, l'étude des miels permet d'obtenir des résultats intéressants qui seront complétés ultérieurement par les résultats issus de l'analyse des pelotes de pollen, favorisant ainsi une approche quasi complète sur la recherche des ressources trophiques mobilisées par l'abeille domestique en contexte paysager agricole gersoïs (approches par la diversité et le paramètre quantitatif).

5.4.1. La place prépondérante des sous-unités fonctionnelles ligneuses et cultivées (hors prairies)

En contexte paysager agricole gersoïs, nos résultats permettent de constater une mobilisation prédominante des sous-unités fonctionnelles ligneuses et cultivées,

pour la collecte de nectar tout au long de la saison. Les mêmes tendances semblent se dessiner pour le pollen, mais nécessitent d'être confirmées suite à une analyse plus approfondie des pelotes échantillonnées. La contribution majoritaire de ces deux types de sous-unités a également été observée dans d'autres contextes agricoles tels qu'en Poitou-Charentes (Odoux *et al.*, 2012 ; Requier, 2013).

L'AFC nous permet de constater de fortes similitudes quant à la nature des taxons butinés au sein des différentes mosaïques paysagères et notamment du rôle central des cultures de colza (*Brassica napus*) et de tournesol (*Helianthus annuus*). En considérant l'ensemble de la saison, ces deux taxons apparaissent comme les plus mobilisés, pour le nectar comme pour le pollen, quels que soient les sites. Leur fort degré d'attractivité transparaît nettement à travers l'AFC couplée à la CAH. La seconde partie de la saison située entre les périodes estivale et estivo-automnale est fortement conditionnée par la présence du tournesol. Ce dernier constitue l'essentiel des réserves emmagasinées par les colonies à partir du mois de juillet, et ce jusqu'en fin de saison, traduisant l'absence de collecte de nouvelles sources de nectar en abondance avant l'entrée en hivernage des colonies. En contexte agricole, seul le lierre (*Hedera helix*) semble présenter un potentiel nectarifère majeur en fin de saison (Garbuzov et Ratnieks, 2014). Sa présence dans les colonies n'a pu être constatée du fait de l'arrêt des prélèvements avant sa pleine période de floraison. Cependant nous supposons que la concurrence inter-espèces induite par la fin de floraison d'une grande majorité de taxons limite l'intérêt du lierre dans l'apport quantitatif de ressources nectarifères. Cette hypothèse reste toutefois à vérifier.

Malgré le fort niveau d'attractivité des cultures de colza et de tournesol, deux limites importantes sont à souligner quant à leur rôle dans l'apport de ressources trophiques aux colonies :

- Leur courte durée de floraison d'environ 10 semaines pour le colza et de 6 semaines pour le tournesol se traduit par un apport très irrégulier de ressources nectarifères et pollinifères aux colonies situées en contexte paysager agricole. En cas d'absence d'autres éléments paysagers

complémentaires, la saison tend à s'organiser autour de périodes de surabondance *versus* rarescence voire quasi absence de la ressource.

- Fortement soumises à l'emploi de produits phytosanitaires, ces cultures présentent des facteurs de risques importants pour les colonies (usages d'herbicides, de fongicides, modifications des assolements etc.), (Henry *et al.*, 2012a ; 2012b ; Johnson *et al.* 2010 ; Desneux *et al.*, 2007).

Au-delà du colza et du tournesol, les adventices des cultures telles que la mercuriale (*Mercurialis annua*), le coquelicot (*Papaver rhoeas*), l'ambrosie (*Ambrosia artemisiifolia* L.), le chénopode (*Chenopodium* sp.) sont également très recherchés mais plus spécifiquement pour le pollen comme le confirment les travaux d'Odoux *et al.*, (2012) et Requier (2013).

Parallèlement aux cultures, les ligneux sont fortement mobilisés principalement aux périodes prévernale, vernale et en fin de période estivo-automnale, soit de façon importante durant les périodes de disette et notamment la première (Odoux *et al.*, *op.cit.* ; Requier, *op. cit.* ; Garbuzov et Ratnieks, 2014). Les milieux humides associés aux faciès mésohydriques à hygrophiles identifiés au cours du chapitre précédent, contribuent fortement à l'apport de ressources en début de saison, notamment par le biais du saule (*Salix* sp.) (Figure 108). La période vernale permet la récolte de nectar et de pollen de *Rosaceae* en particulier issue des fruitiers (*Prunus* sp., *Cornus sanguinea* etc.) et ce quels que soient les sites et ou types de mosaïques paysagères considérées. La floraison parallèle du colza ne semble pas amoindrir l'intérêt des butineuses pour les taxons associés à la composante ligneuse. Cette tendance a également été observée par Rollin *et al.* (2013) pour l'abeille domestique (*Apis mellifera* L.). Un niveau de fréquentation (occurrence de butineuses) similaire entre les parcelles de colza et les habitats ligneux a été noté en début de saison. L'indice d'abondance également pris en compte traduit une plus forte présence d'*Apis mellifera* L. au sein des ligneux que des cultures. Dunning *et al.* (1992) parlent d'une complémentarité des habitats, signifiant que certains organismes comme l'abeille domestique nécessitent une pluralité d'habitats pour se développer et maintenir le niveau de leur population.

La faible mobilisation de la composante ligneuse pour le nectar et le pollen en période estivale et plus spécifiquement entre la mi-juillet et la mi-août est liée

non seulement à une moindre importance des ressources floristiques disponibles (fin de la floraison de nombreuses espèces, notamment ligneuses), mais également à l'intérêt majeur porté par les butineuses au tournesol et à la mercuriale (Odoux *et al.*, 2012 ; 2004 ; Requier, 2013). Les ronces (*Rubus sp.*) très présentes dans les haies, les lisières de bois, de bosquets ainsi que les friches sont alors les principales ressources ligneuses disponibles, notamment en juin lors de la deuxième partie de la première période de disette. La strate herbacée associée à la composante ligneuse permet également d'offrir une ressource floristique diversifiée en période estivale et estivo-automnale (lotier, trèfle, millepertuis etc.) notamment lorsque les strates arborescentes et arborées sont défleuries. Enfin nous supposons qu'à partir de la mi-septembre, la fin de la floraison des principales cultures à l'exception du maïs (*Zea mays*) engendre un regain d'intérêt pour les ligneux plus spécifiquement à travers le lierre (*Hedera helix*), aussi bien pour la collecte de pollen que de nectar (Garbuzov et Ratnieks, 2014 ; Odoux *et al.*, 2012).

Les surfaces prairiales et les espaces verts non agricoles, dont les jardins, sont mobilisés de façon secondaire, en complément des cultures et de la composante ligneuse. On note notamment une contribution plus importante des prairies en deuxième partie de saison, durant les phases estivale et estivo-automnale. Cette tendance a également été observée par Odoux *et al.* (*op. cit.*), pour la collecte de pollen. L'apport des prairies pourrait être nettement plus important qu'il ne l'est aujourd'hui. Malheureusement la présence majoritaire de prairies temporaires composées essentiellement de ray-grass rend inutilisables d'importantes superficies pour la recherche de nectar voire de pollen (Plantureux et al 2005 ; Davaine, 2012).

5.4.2. Adaptation des stratégies de butinage en fonction du type de mosaïque paysagère

Les résultats nous ont permis de constater que la diversité (appréhendée par le biais de l'indice de shannon à partir du nombre de grains de pollen par taxon) mobilisée ne varie pas de manière significative entre les différentes phénophases (Figure 109.b). La diversité de taxons mobilisés ne varie pas non plus de manière significative entre les sites et les catégories de sites (Tableau 27).

	Phénophases	Effectif	ddl	valeur de décision H	p value
Différences inter-sites	Toutes	71	5	8,02	0,154
	Prévernale	11	5	5,77	0,329
	Vernale	24	5	4,67	0,457
	Estivale	18	5	8,92	0,112
	Estivo-automnale	18	5	1,63	0,897
Différences inter-catégories de sites	Toutes	71	2	0,28	0,868
	Prévernale	11	2	2,3	0,316
	Vernale	24	2	0,915	0,632
	Estivale	18	2	4,83	0,869
	Estivo-automnale	18	2	0,011	0,994

Test de Kruskal-Wallis

Tableau 27 : Comparaison du niveau de diversité des taxons mobilisés entre les sites et entre les catégories de sites, tout au long de la saison. Le seuil de significativité des résultats du test de Kruskal-Wallis a été fixé à $p < 0,05$ %.

Nous supposons que ces tendances traduisent le besoin des colonies de diversifier les sources de nectar voire de pollen, afin de répondre aux besoins de la colonie, quel que soit le contexte paysager (Keller *et al.*, 2005 a et b). La mobilisation de cette diversité reste limitée. Nous constatons que pour la récolte de nectar, les butineuses collectent la majeure partie des ressources sur seulement quelques espèces, de nombreuses autres étant mobilisées de manière secondaire. Cette tendance s'observe à nouveau sur l'ensemble des sites.

Cependant le niveau de mobilisation des espèces dominantes semble varier selon le gradient de fermeture des mosaïques paysagères. Au printemps (périodes prévernale et vernale) la forte présence de la composante ligneuse sur les sites fermés (PF), ($19 \pm 4,5\%$ en moyenne de la surface totale des sites) et intermédiaires ($11,1 \pm 2,86\%$ en moyenne) favorise l'accès à une grande diversité d'espèces, permettant la production de miels toutes fleurs (saule, fruitiers, cornouiller, trèfle blanc, trèfle violet...), facilitant le démarrage du couvain (Guerriat, 2000). Le colza y est mobilisé de manière moins importante que sur les sites ouverts (PO), soit $47,8\%$ de grains de pollens en moyenne contre 39% pour les sites fermés (PF). Cependant, malgré la faible présence de la composante ligneuse sur les sites ouverts (PO), ($5,7 \pm 0,57\%$ en moyenne), le saule et les fruitiers restent fortement mobilisés. Cette tendance témoigne de l'importance stratégique de cette sous-unité fonctionnelle pour les colonies, en

début de saison (22 % en moyenne pour le saule et 12 % pour les fruitiers) ainsi que durant la première partie de la période de disette observée aux mois de mai et juin.

Parallèlement à ces observations, on note que la teneur en résidus de saccharose⁷⁶ des miels toutes fleurs est plus importante que celle issue du miel de colza, principalement produit sur les sites homogènes : 0 % contre 0,20 % pour le miel toutes fleurs. D'après les travaux de Scheiner *et al.* (2004), l'abeille domestique privilégie les espèces végétales dont le nectar est riche en saccharose. Ce dernier impacte positivement sur le recrutement de butineuses pour la récolte de nectar mais également sur le développement de la colonie (Scheiner *et al.* (2004 ; Seeley 1995 ; Pankiw *et al.*, 2001). D'autres travaux ont également montré que des abeilles nourries à l'aide d'un sirop à forte teneur en saccharose voyaient leur durée de vie augmenter (Barker *et al.*, 1978). On peut donc supposer que les miels disposant d'un taux de saccharose plus élevé (malgré le processus d'hydrolyse de ce dernier en glucose et fructose) sont plus favorables au développement des colonies. Si l'on suit cette hypothèse, les miels toutes fleurs de printemps sembleraient plus intéressants pour l'abeille domestique que le miel de colza (*Brassica napus*). Toutefois, cette dernière reste à valider. À l'inverse, d'un point de vue pollinique, selon les travaux de Somerville (2001), le colza semble relativement riche en protéines brutes (25%). Le miel de tournesol lié à la période estivale dispose, quant à lui, de la plus forte teneur en saccharose sur l'ensemble des miels produits durant l'année (entre 0,25 et 0,70% en moyenne). Cependant il semble relativement pauvre en protéines brutes, sa teneur variant entre 13 et 15 % (Somerville, *op.cit.* ; Pernal et Currie, 2000).

La différence entre les sites semble nettement plus marquée durant la deuxième partie de la première période de disette observée au mois de juin (fin du printemps). Le couvain est au maximum de son développement (Requier, 2013 ; Odoux *et al.*, 2014), et pourtant les ressources nectarifères se raréfient du fait de la fin de la floraison du colza et de nombreuses *Rosaceae*. La forte présence de la

⁷⁶ Le saccharose est un sucre qui provient directement de la plante comme le glucose et le fructose, contrairement au maltose, à l'isomaltose, à l'erlose, à la dextrantriose qui apparaissent seulement après transformation par les enzymes de l'abeille (Lequet. L, 2010)

composante ligneuse et des prairies permet aux colonies situées sur les sites fermés (PF), de mobiliser une importante quantité de ronces (*Rubus sp.*) 57 %, de trèfle blanc (*Trifolium repens*) 7 % et de produire du miel toutes fleurs (ronces, trèfle blanc, accacia (*Robinia pseudoacacia*). Sur les sites intermédiaires (PI) et ouverts (PO) le miellat de graminées (*Poaceae*) et de tournesol constitue l'essentiel des «réserves». Du miellat de châtaigner est également mobilisé sur les sites intermédiaires (PI). Or, en présence de grandes quantités de nectar dans le paysage, le miellat est habituellement délaissé car moins digeste et nettement moins concentré en sucres (Lequet, 2010 ; Bentabol Manzanares *et al.*, 2011 ; Pohorecka et Skubida, 2004). On peut donc supposer que celui-ci sert de substitut au nectar en période de disette et s'avère être une ressource de moindre intérêt pour les colonies. Parallèlement au miellat, la ronce reste fortement mobilisée sur les sites intermédiaires (PI) (20 %) contrairement aux sites homogènes 1,1 %. La diminution du rôle des ronces sur les sites homogènes peut s'expliquer par la faible présence de la composante ligneuse et par une augmentation de la concurrence liée à la présence d'autres espèces d'insectes, pour la recherche de nourriture.

La floraison du tournesol en période estivale modifie à nouveau les interactions abeilles / paysage. Les colonies situées sur les sites ouverts (PO) tendent à privilégier le tournesol et certains adventices comme la mercuriale (*Mercurialis annua*) et le chénopode (*Chenopodium sp.*). La forte présence de tournesol observée au sein de ces mêmes colonies en période estivo-automnale traduit l'absence de nouvelles ressources floristiques disponibles. Dans ce premier type de contexte paysager, l'abeille domestique dépend donc étroitement de cette culture (soit d'éléments non pérennes) pour constituer les réserves nécessaires à la période hivernale mais aussi pour couvrir les besoins en glucides de la colonie entre les périodes estivale et estivo-automnale.

Sur les sites fermés (PF) et intermédiaires (PI) bien qu'aucune nouvelles sources de nectar n'ai été observée au sein des colonies en période estivo-automnale, on constate une forte présence de la ronce (18 % sur les sites PI) et (9 % sur les sites PF), en plus du tournesol et de la mercuriale. Cette présence fait suite à la collecte et au stockage du nectar de ronce dans les ruches, durant la période estivale. Cette tendance traduit :

- une moins grande dépendance de l'abeille domestique aux surfaces de tournesol des périodes estivale, estivo-automnale à la phase hivernale en contexte paysager fermé (PF) et intermédiaire (PI) ;
- un fort intérêt porté par les colonies à la sous-unité fonctionnelle ligneuse malgré la pleine floraison du tournesol en période estivale.

Parallèlement au tournesol et aux ligneux, nous avons constaté une mobilisation non négligeable des surfaces prairiales sur ces mêmes catégories de sites (PF et PI) en période estivale et estivo-automnale. Cette tendance fait état du rôle complémentaire des surfaces prairiales dans l'apport de ressources alternatives aux cultures, durant la deuxième partie de la saison.

Au vu des tendances présentées ci-dessus, nous supposons qu'au cours de la seconde période de disette, les colonies situées en contexte paysager ouvert (PO) ont accès à des ressources polliniques liées aux adventices des cultures mais peu à des ressources nectarifères. En contexte paysager agricole, aucun adventice à ce jour ne semble permettre une importante récolte de nectar facilitant la constitution de réserves pour la phase d'hivernage. Inversement, sur les sites intermédiaires (PI) et fermés (PF) la présence plus importante de surfaces prairiales nous amène à supposer un léger maintien de la collecte de ressources nectarifères en complément du pollen principalement issu des adventices des cultures.

5.4.3. Impacts de la dynamique paysagère sur les stratégies de butinage.

L'irrégularité quant à l'apport des ressources trophiques, principalement nectarifères, se traduit par une forte variabilité spatio-temporelle des surfaces mobilisées par les butineuses (Figure 113). Leurs surfaces varient de manière importante sur les sites ouverts (PO). 20 % du paysage peut-être mobilisé en période prévernale contre 97 % en période estivo-automnale sur le site TA. Cette évolution saisonnière majeure sur ce site homogène s'explique principalement par la culture du tournesol qui occupe d'importantes superficies en période estivale / estivo-automnale. À l'inverse, une plus grande stabilité spatiale est observée sur les sites fermés (PF). 70 % du paysage peut-être mobilisé en période prévernale contre 96 % en période estivo-automnale sur le site PI. Ce phénomène

s'explique par une plus grande présence d'espaces pérennes sur les sites fermés (PF) (prairies permanentes, pelouses, ligneux) mobilisés tout au long de l'année dans des proportions variables. Ces mosaïques paysagères réduisent les surfaces disponibles pour les cultures de tournesol, de colza et de maïs. Ceci permet d'éviter une trop grande fluctuation spatio-temporelle de l'occupation du sol. 145 hectares de colza et 92 hectares de tournesol sont cultivés sur PI (site fermé) contre 64 hectares de colza et 1 234 hectares de tournesol sur TA (site ouvert). Au cours de la saison, la surface des sous-unités fonctionnelles disponibles, varie de manière plus importante sur les sites ouverts (PO) que sur les sites fermés (PI). Les paysages fermés (PF) semblent offrir une certaine stabilité et «continuité» saisonnière voire annuelle, dans l'apport en ressources nectarifères, voire pollinifères, à l'inverse des sites ouverts (PO). Or nous supposons un impact positif de cette «continuité» paysagère sur le développement saisonnier des colonies ; supposition qu'il conviendra d'infirmer ou confirmer au chapitre suivant.

Cette plus grande «stabilité paysagère» sur site fermé (PF) n'empêche pas une certaine variation de la distance moyenne entre les zones ressources et le rucher, au cours de la saison. Entre la période prévernale et estivo-automnale cette distance varie de 100 mètres sur site fermé (PF) contre 250 mètres sur site ouvert (PO). On observe ainsi une plus grande variabilité des distances entre les zones ressources et le rucher sur le site ouvert (PO). Cette distance est plus importante en début de saison sur le site PI que sur le site TA et inversement en fin de saison (Figure 10). La dynamique paysagère qui en émerge (rapprochement *versus* éloignement des ressources au regard de la position spatiale du rucher) est essentiellement liée à la modification des assolements. Nous supposons que le fort taux de recouvrement des ligneux observé sur les sites fermés permet de compenser l'éloignement potentiel des ressources au rucher.

Conclusion

La composante ligneuse et les surfaces cultivées (associées aux adventices) constituent les sous-unités fonctionnelles les plus mobilisées pour la collecte de nectar et supposément, de pollen.

Les ligneux occupent une place complémentaire aux cultures particulièrement en début de saison. Ils permettent de compenser le manque de ressources lié à la fin de la floraison du colza sur l'ensemble des sites, durant la première partie de la période de disette observée en mai et juin. Les ligneux permettent donc

- une moins grande dépendance des colonies aux ressources nectarifères associées aux surfaces cultivées, notamment sur les sites intermédiaires (PI) et fermés (PF) ;
- de jouer un rôle tampon face à la fluctuation des périodes de floraison des cultures, notamment grâce à la complémentarité des strates de végétation.

Sur les sites fermés, la forte présence des ligneux permet également aux colonies d'accéder à d'importantes ressources alternatives aux cultures au cours de la deuxième partie de la première période de disette, contrairement à celles situées sur les sites intermédiaires (PI) et ouverts (PO).

In fine, les stratégies de butinage semblent relativement similaires entre les mosaïques paysagères, excepté lors des périodes de disette et plus particulièrement en juin.

Nous supposons que la forte présence des ligneux en contexte paysager fermé, favorise une meilleure résilience des colonies suite aux périodes de disette et une plus grande régularité quant à leur dynamique de développement tout au long de la saison. La réponse à ces deux hypothèses fait l'objet du sixième et dernier chapitre de cette thèse.

Chapitre 6 : Analyse des traits d’histoire de vie des colonies

Introduction

Au cours du chapitre précédent, nous avons appréhendé les stratégies de butinage mises en œuvre par les colonies tout au long de la saison et en fonction des différentes mosaïques paysagères. Deux constats émergent :

- en début de saison, les ressources nectarifères issues de la composante ligneuse semblent être mobilisées à la même hauteur sur les sites ouverts que fermés, malgré un plus faible taux de recouvrement des ligneux, observé au sein des mosaïques paysagères ouvertes ;
- en fin de première période et durant la seconde phase de disette, les importantes surfaces ligneuses situées au sein des mosaïques paysagères fermées permettent aux colonies d’accéder à des ressources alternatives aux cultures, et de compenser le manque de ressources nectarifères voire pollinifères, contrairement à celles situées en contexte paysager ouvert.

La forte concentration spatiale des ligneux sur les sites fermés nous amène à supposer une meilleure :

- régulation des besoins alimentaires des colonies ;
- régulation de leur dynamique de ponte ;
- capacité d’adaptation et résilience face aux périodes de disette, contrairement aux colonies situées en contexte paysager ouvert.

Afin d’infirmer ou de confirmer ces hypothèses, il convient d’analyser la dynamique de développement des colonies situées au sein des différentes structures paysagères étudiées.

Pour ce faire, 42 colonies (7 par site) ont été placées au centre de chacun des sites et observées tout au long de leur période d’activité (début avril à fin septembre) pour une durée de deux ans (2010 et 2011). Le suivi réalisé au cours de la première année d’expérimentation n’ayant pu commencer qu’à la fin du

mois d’avril, la dimension temporelle représentée pour chacun des graphiques abordés au cours de ce chapitre, varie légèrement.

6.1. Caractérisation de l’évolution saisonnière de la dynamique de développement des colonies

Afin de caractériser la dynamique de développement des colonies, 14 variables ont été observées sur chacune d’elles en 2010 et 16 en 2011. Ces variables se regroupent en trois catégories : démographie, réserves alimentaires et aspect sanitaire. Le détail quant aux méthodes d’observation mises en œuvre est précisé au chapitre méthodologie.

Sur les 42 colonies observées, seules celles ayant eu au maximum un arrêt de ponte de 15 jours consécutifs, principalement lié à un redémarrage (changement de reine) ou à la floraison du tournesol, ont été conservées. Toutes les colonies pour lesquelles une absence de données de plus de 15 jours a été constatée n’ont pas été intégrées lors du traitement des données.

6.1.1. Approche globale

La première étape d’analyse présentée ci-dessous consiste à appréhender le fonctionnement global des colonies à l’échelle de chacune des deux années de suivi. L’ampleur du jeu de données ne permettant pas de présenter l’ensemble des variables, seules les plus caractéristiques de la dynamique de développement des colonies ont été abordées en détail. Elles concernent : le nombre de cellules ouvrières et mâles, la nature du couvain, le taux de mortalité à la ruche, la force de la population (en 2011 seulement), le poids des réserves de miel stockées dans le corps de ruche, le nombre de faces de cadres de pollen (estimation des quantités de pollen stockées) et le poids des pelotes de pollen récoltées sur une durée de 24 h (en 2011 seulement). Celles-ci nous permettent d’aborder chacun des trois groupes de variables observés sur les colonies au cours des expérimentations. Celles non prises en compte dans cette première partie ont été intégrées ultérieurement, par le biais d’une approche multifactorielle.

La médiane a généralement été préférée à la moyenne. Les deux paramètres de position étant relativement proches, nous avons estimé que la médiane était représentative d’une plus grande partie de la population étudiée que la moyenne,

du fait des fortes variations observées entre les colonies. La moyenne a été cependant mobilisée de façon ponctuelle afin d’appuyer certaines tendances observées.

6.1.1.1. Les réserves de pollen et de miel : entre phases d’abondance et de rarecence.

L’étude de l’évolution des réserves de miel et de pollen stockées par les colonies nous amène à constater d’importantes variations tout au long de la saison.

- **Les réserves de miel**

Les réserves de miels situées dans le corps de ruche suivent une distribution bimodale organisée autour de deux pics (Figure 1.a1 et 115.a2). Le premier observé en semaine 17 en 2010 (fin avril) et en semaine 18 en 2011¹ (début mai), correspond à la pleine période de floraison du colza. Il intervient au cours des deux années d’observations durant la phase prévernale et est caractéristique d’un début de printemps. Ce pic se traduit par une très forte accumulation des réserves par les colonies comme l’indique la médiane, soit 12 kg ($q1^2 = 9,5$; $q3 = 14,3$) par ruche en 2010 et 11,5 kg ($q1 = 6$; $q3 = 17$) en 2011.

Le second pic s’observe durant la pleine période de floraison du tournesol en semaine 29 en 2010 (fin juillet) et en semaine 28 en 2011 (mi-juillet). Celui-ci intervient au cours de la phase estivale. Durant les deux années d’observation, le poids des réserves de miel y atteint son maximum saisonnier, soit 19,5 kg ($q1 = 16$; $q3 = 27$) par ruche en 2010 et 18 kg ($q1 = 15$; $q3 = 21$) en 2011. On constate une floraison plus précoce du tournesol au cours de la deuxième année, le maximum des réserves étant observé avec 15 jours d’avance par rapport à 2010.

À l’interface entre ces deux pics d’abondance, interviennent deux phases de disettes, au cours desquelles aucune autre culture ne permet un apport aussi conséquent de nectar que le colza et le tournesol. La première phase de disette observée durant la période vernale atteint son maximum en semaine 25 en 2010,

¹ Le décalage observé entre les deux années sur l’ensemble des variables, correspond à une variation quant aux dates d’observation et non à l’impact des conditions climatiques.

² Q1 = quartile 1 (25 % des données), et Q3 = quartile 3 (75 % des données). Les quartiles 1 et 3 ont été mobilisés afin de rendre compte de la dispersion de 50 % des individus mobilisés, autour de la médiane.

(fin juin), et en semaine 24 en 2011 (début juin). Entre le pic de récolte observé sur le colza et le pic de disette, les colonies sont confrontées à une réduction des réserves de miel de plus de 67 % en 2010 et 65,3 % en 2011. Les réserves n’atteignent plus environ que 4 kg ($q_1 = 2,8$; $q_3 = 5,3$) par ruche en 2010 et 3,5 kg ($q_1 = 1$; $q_3 = 5,3$) en 2011.

La deuxième phase de disette commence avec la fin de la floraison du tournesol, en période estivo-automnale. Il est difficile de définir son seuil maximal, le suivi des colonies ayant été prolongé uniquement jusqu’à la fin du mois de septembre. Le dernier relevé effectué correspond aux plus basses valeurs enregistrées durant la deuxième période de la saison (semaine 37 en 2010 et 38 en 2011). Les réserves de miel stockées avant l’entrée en hivernage des colonies correspondent alors à environ 12,5 kg ($q_1 = 7,8$; $q_3 = 16$) par ruche en 2010 contre 8,5 kg ($q_1 = 5$; $q_3 = 12$) en 2011.

Les plus fortes fluctuations observées entre les pics d’abondance et de rarecence des réserves se situent entre les valeurs minimales enregistrées durant la première période de disette et les valeurs maximales liées à la floraison du tournesol. Le poids des colonies augmente alors de 79 % en 2010 et 78 % en 2011. Entre le pic de floraison du tournesol et la fin du mois de septembre, ces mêmes colonies perdent environ plus de 36,8 % des réserves de miel accumulées en 2010 et plus de 55,5 % en 2011.

Ces tendances nous permettent :

- de confirmer la présence de fortes périodes de disette dans le contexte gersois, observées par ailleurs dans d’autres environnements paysagers agricoles (Requier, 2013 ; Odoux *et al.*, 2014),
- de faire état d’une forte variabilité temporelle quant à la disponibilité des ressources nectarifères.

• Les réserves de pollen

Les variations saisonnières s’observent également pour les réserves de pollen (Figure 1.b1 et 115.b2). L’année 2010 se caractérise par une alternance entre trois phases d’augmentation et trois phases de diminution des réserves (Figure

1.b1). Le maximum de pollen stocké a été observé en semaine 33 ou deuxième quinzaine d'août, durant la phase estivo-automnale. Ce « pic » correspond à environ 9 ($q_1 = 7$; $q_3 = 11$) faces de cadres par ruche sur un maximum de 20. La semaine 23 correspond à l'inverse au plus bas niveau de réserves de pollen enregistrées, soit 3 ($q_1 = 1$; $q_3 = 5$) faces de cadre en moyenne par ruche. Cette tendance est intervenue au moment où les réserves de miel sont à leur plus bas niveau sur l'ensemble de la saison (Figure 1.a1). Les amplitudes entre phases d'abondance et de rareté de pollen sont tout aussi importantes que celles observées pour le miel (Figure 1.b1 et 115.b2). Elles atteignent plus de 56,7 % de variation entre le plus fort pic et le plus fort creux enregistrés. Le test par rang de Spearman nous permet de constater une très forte corrélation entre l'évolution des réserves de miel et de pollen en 2010 ($N = 380$; $R = 0,42$; $t = 9,12$ et $p = 0,000$.) comme en 2011 ($N = 520$, $R = 0,12$; $t = 2,8$ et $p = 0,005$). L'augmentation des réserves de miel est donc concomitante à l'augmentation des réserves de pollen, bien que les stratégies de butinage soient relativement différentes (Brodschneider et Crailsheim, 2010, Keller *et al.*, 2005a ; 2005b).

En 2011, l'évolution des quantités de pollen stockées par les colonies suit des tendances proches de celles observées pour l'année 2010, avec à nouveau des phases d'abondance et de rareté. Les réserves maximales interviennent en semaine 16, au cours de la deuxième quinzaine du mois d'avril, en pleine période de floraison du colza (phase prévernale). Les colonies comptabilisent environ 11 ($q_1 = 10$; $q_3 = 12$) faces de cadres de pollen contre 7 ($q_1 = 2,8$; $q_3 = 9,3$) au plus bas de la saison, soit en semaine 22 ou fin du mois de mai. Le taux de variation des réserves de pollen entre le plus fort creux (rareté) et le plus fort pic (abondance), atteint 41 %. L'épuisement maximal des réserves de pollen intervient au moment où les colonies font parallèlement face à une très forte réduction des quantités de miel stockées, comme nous avons pu l'observer pour l'année 2010.

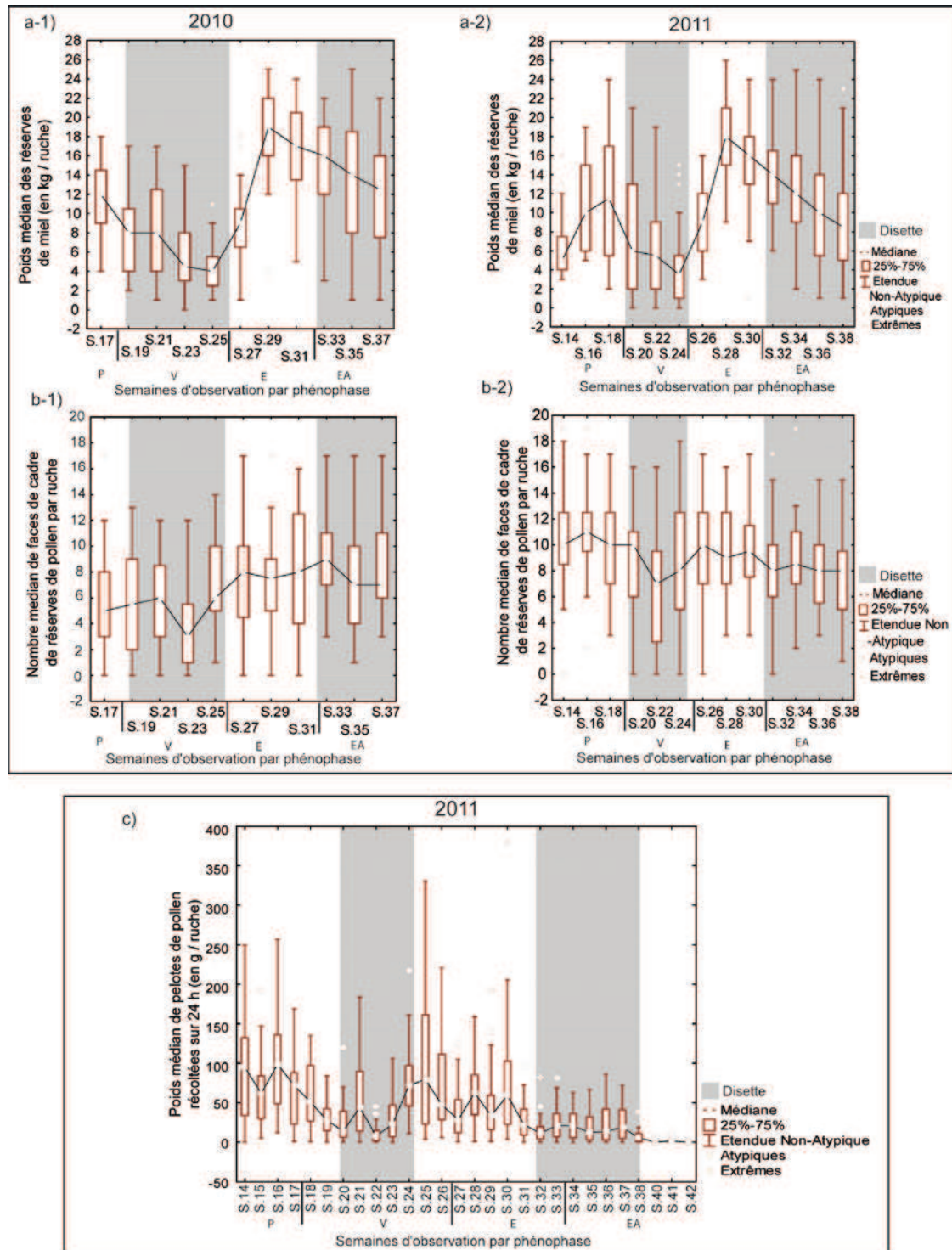


Figure 1 : Évolution saisonnière des réserves de miel et de pollen stockées dans les corps de ruche en 2010 et en 2011 (a et b) et des pelotes de pollen récoltées au moyen d’une trappe placée à l’entrée des colonies, en 2011.

• L’activité de collecte du pollen

D’après le test R de Spearman, en 2011, l’évolution des réserves de pollen stockées tout au long de la saison est très significativement corrélée au poids des pelotes de pollens prélevées à l’entrée des colonies sur une durée de 24 h toutes les semaines ($N = 78$, $R = 0,42$, $t = 4,09$ et $p = 0,0001$), (Figure 1.c). Une forte activité de collecte se traduit donc par une augmentation simultanée des quantités de pollens stockées et inversement. Cette collecte connaît huit pics d’abondance et huit pics de rareté. Les plus grandes quantités de pollen collectées au cours de la saison s’observent en semaine 16 (mi-avril) ou phase prévernale, avec environ 99 g / jour ($q1 = 50$ g ; $q3 = 136$ g) par colonie et en semaine 25 (mi-juin) ou phase vernale avec environ 79 g / jour ($q1 = 23$ g ; $q3 = 161$ g). La première semaine correspond à la pleine période de floraison du colza. L’analyse palynologique des pelotes nous permet d’ailleurs de constater une nette prédominance des grains de pollens de *Brassicaceae* (40 ± 7 % de grains en moyenne par site³), que nous supposons être étroitement associés à *Brassica napus*. Parallèlement, nous constatons une forte mobilisation des pollens issus de la composante ligneuse, notamment du genre *Quercus* sp. (19 ± 9 %) et de l’espèce *Sorbus aucuparia* ($12,7 \pm 7$ %). La semaine 25, située à la fin de la première période de disette, juste avant la floraison du tournesol, se caractérise par une très forte variation des quantités de pollen collectées entre les colonies. Ces variations s’observent également au niveau de la nature des taxons mobilisés par site. Alors que *Castanea sativa* est largement prédominant sur la majorité d’entre eux (43 ± 32 % de grains de pollen en moyenne par site), *Mercurialis* sp. (21 ± 28 %) est essentiellement butinée au sein des mosaïques paysagères intermédiaires (PI) et ouvertes (PO).

À l’opposé, les semaines 22 (fin mai, phase vernale) et 32 (mi-août, phase estivo-automnale) correspondent aux plus faibles quantités de pollen collectées au cours de la saison soit environ 8 g / jour ($q1 = 2$ g ; $q3 = 15$ g) par colonie (semaine 22) et 11,5 g / jour ($q1 = 5$ g ; $q3 = 19,3$ g), (semaine 32). La semaine 22 coïncide avec les plus faibles quantités de réserves de pollen enregistrées au cours de la saison. La semaine 32 correspond au début de la deuxième période de disette et à

³ Les pelotes de pollen analysées ont été préalablement homogénéisées par site. Les résultats obtenus sont donc le reflet de ce que les colonies ont été capables de mobiliser par site et non pas par ruche.

la fin de la floraison du tournesol. Les fortes variations observées entre les colonies quant aux quantités de pollen collectées sur une durée de 24 heures se traduisent par une mobilisation très différente des taxons. En semaine 22, les pourcentages de grains de pollen les plus élevés sont associés à *Castanea sativa* (22 ± 38 % de grains en moyenne par site), uniquement mobilisé au sein des mosaïques paysagères fermées (PF) et *Helianthemum sp.* (20 ± 26 % en moyenne par site) observé principalement sur PI (site fermé) et MO (site intermédiaire). On note également une forte présence des *Poaceae* ($17,7 \pm 23$ %) uniquement observées au sein des mosaïques paysagères ouvertes (PO).

En semaine 32, la nature des principaux taxons mobilisés semble plus commune entre les sites. On note une prédominance de *Mercurialis sp.* ($27,4 \pm 23,8$ % de grains en moyenne par site) et *Helianthus type* ($12,5 \pm 11,5$ %) que nous supposons correspondre majoritairement à *Helianthus annuus*.

6.1.1.2. Caractérisation de la dynamique de développement de la population

Parallèlement à l’étude de l’évolution saisonnière des réserves alimentaires, la dynamique de développement de la population s’organise en quatre phases caractéristiques qu’il convient de préciser.

- **La phase prévernale**

La phase prévernale s’étend du début du mois de mars à la fin du mois d’avril. Elle correspond essentiellement au début du printemps. Elle se caractérise par un développement rapide des colonies et notamment par une augmentation importante du nombre de cellules de couvain ouvrières en l’espace de quelques semaines (Figure 2.a1). Cette tendance s’observe en 2010 mais s’avère plus nuancée en 2011 (Figure 2.a2). Le nombre de cellules ouvrières s’accroît de 10 % au cours de la première année d’expérimentation, entre les semaines 17 (fin avril) et 19 (début mai). Celui-ci passe alors environ de 21 916 ($q_1 = 15\,230$; $q_2 = 30\,248$) cellules par colonie à 26 343 ($q_1 = 17\,478$; $q_2 = 32\,827$). En 2011, celui-ci augmente de 15 % entre les semaines 14 (début avril) et 16 (fin avril). La semaine 16 correspond au nombre maximal de cellules de couvain ouvrières enregistré durant la saison 2011, soit environ 29 304 ($q_1 = 25\,798$; $q_2 = 33\,594$) cellules par colonie. Ce maximum est atteint en pleine période de floraison du

colza, alors qu’il intervient habituellement juste après (Requier, 2013 ; Odoux *et al.*, 2014). Ce pic est suivi en semaine 18 (début mai) d’une légère chute du nombre de cellules, d’environ 10 %.

Ces premières tendances s’accompagnent d’une évolution similaire des cellules de couvain mâle (Figure 2.b1). Alors que cette évolution se caractérise par une augmentation constante du nombre de cellules entre les semaines 17 et 19 en 2010, d’environ 34 %, un pic s’observe en 2011 en semaine 16 suivi d’une régression relativement importante (Figure 2.b2). La première phase se caractérise par une augmentation du nombre de cellules mâles de 37 %, suivi d’une perte d’environ 20 % juste avant l’arrivée de la première phase de disette.

Ces dynamiques se traduisent par un accroissement de 24 % du nombre de faces de cadres comportant des œufs pour l’année 2010 entre les semaines 17 et 19 (Figure 2.b1). En 2011 cette tendance s’observe entre les semaines 14 et 16 avec un taux d’augmentation de 17 %, suivi dès la fin de la semaine 16 et jusqu’à la fin de la semaine 18 d’une régression de 19 % (Figure 2.b2). La présence de cellules larves et operculées (dernier stade de développement avant éclosion) suit les mêmes tendances que celles décrites ci-dessus.

La mortalité de la population adulte observée à l’entrée de la ruche à l’aide d’un système de trappe posé au sol est caractéristique d’une reprise d’activité (Figure 2.c1 et 116.c2). En 2010, plus de 70 % des colonies ont une mortalité faible. Entre 100 et 500 abeilles mortes par colonie ont ainsi été comptabilisées sur une durée de 15 jours. Les tendances observées en 2011 sont relativement constantes durant toute la phase prévernale. Ainsi plus de 50 % des colonies se caractérisent par une très faible mortalité comprise entre 1 et 10 abeilles mortes (à l’entrée de la ruche) sur une durée de 15 jours, 20 % comptabilisent entre 10 et 50 abeilles mortes et 12,5 % ont une mortalité élevée supérieure à 500 individus. La chute des surfaces de couvain mâles et ouvrières observée en semaine 18 se traduit parallèlement par une légère augmentation de 7,5 % du nombre de colonies comptabilisant entre 50 et 100 abeilles mortes.

Cette reprise de ponte observée en phase prévernale se traduit enfin par une augmentation générale de la taille de la population adulte (uniquement observée

pour l’année 2011), y compris durant la semaine 18 caractérisée par une baisse du nombre de cellules mâles et ouvrières (Figure 3). Alors que 70 % des colonies comptabilisent entre 14 000 et 21 000 abeilles adultes en semaine 14 et 22,5 % entre 28 000 et plus de 56 000 ; 27,5 % des colonies enregistrent une population supérieure à 28 000 abeilles dès la semaine 16, atteignant plus de 47,5 % des colonies en semaine 18. Les répercussions liées à un ralentissement de la ponte ne s’observent que 21 jours plus tard sur la population adulte (durée nécessaire au cycle de développement d’un individu entre le stade œuf et l’imago), soit au début de la phase vernale.

- **La phase vernale**

La phase vernale située entre les semaines 19 à 25 en 2010 et 20 à 24 en 2011 correspond à la fin de la floraison du colza, et à la première phase de disette observée en milieu agricole (Figure 1). Malgré tout, cette phénophase se caractérise par un niveau de développement quasi maximal des colonies (Figure 2).

En 2010, ce développement se traduit par une augmentation du nombre de cellules ouvrières jusqu’en semaine 21 au cours de laquelle le niveau maximal de la saison est atteint, soit environ 28 466 ($q_1 = 21\,472$; $q_2 = 32\,522$) cellules par colonie (Figure 2.a1). Ce pic est suivi d’une réduction progressive jusqu’à la fin de la phase vernale située en semaine 25 et pour laquelle on ne dénombre plus que 25 512 ($q_1 = 19\,465$; $q_2 = 30\,266$) cellules par colonie. Cette phase de régression représente une chute d’environ 9 %. 2011 à l’inverse de 2010, se caractérise par une inversion des tendances (Figure 2.a2). La phase vernale correspond à une légère augmentation du nombre de cellules ouvrières entre les semaines 20 et 24, atteignant environ 3 %.

Des tendances relativement similaires s’observent en termes d’évolution du nombre de cellules mâles (Figure 2.c1). Cependant, en 2010, le plus fort niveau de développement intervient plus d’un mois après celui observé pour les cellules ouvrières, soit en semaine 25 (fin juin), juste avant la pleine période de floraison du tournesol. Celui-ci passe alors d’environ 721 ($q_1 = 271$; $q_2 = 1686$) cellules par colonie en semaine 19 à 1133 ($q_1 = 667$; $q_2 = 1674$) en semaine 25. En 2011,

la phase vernale se caractérise par une régression lente mais progressive du nombre de cellules mâles passant d'environ 658 ($q_1 = 97$; $q_2 = 111$) par colonie en semaine 20 à 609 ($q_1 = 294$; $q_2 = 984$) en semaine 24 (Figure 2.c2). Les deux années d'observation se caractérisent donc par des tendances relativement inversées.

L'émergence de la première période de disette se traduit en 2010 par une réduction de la ponte entre les semaines 19 et 21 (Figure 2.b1). Le nombre de faces de cadres comportant des œufs diminue alors de 20 %, puis remonte de 16 % entre les semaines 21 et 23, malgré la très forte réduction des réserves de miel et de pollen (Figure 1). Cette reprise de ponte se traduit par une forte concentration de cellules operculées dans les colonies, juste avant la période de floraison du tournesol. La réduction de l'activité de ponte au cours de la phase vernale s'observe également en 2011 entre les semaines 20 et 22 (Figure 2.b2). Le nombre de faces de cadres comportant des œufs diminue alors de 10 % avant de ré-augmenter de 10 % dès la semaine 24. Les colonies arrivent en fin de phase vernale avec une augmentation du nombre d'œufs, de larves et de cellules operculées.

Au cours de la première période de disette, la mortalité observée en 2010 apparaît relativement constante et de type moyenne à faible (Figure 2.d1). 100 à 500 abeilles mortes ont été comptabilisées pour plus de 55 % des colonies (sur une durée de 15 jours), des semaines 19 à 25. Quelques-unes seulement sont confrontées à une légère augmentation de la mortalité. Ainsi 25 % des colonies se caractérisent par une mortalité comprise entre 500 et 1 000 abeilles mortes en semaine 23 et 5 % par une mortalité supérieure à 1 000 en semaine 25.

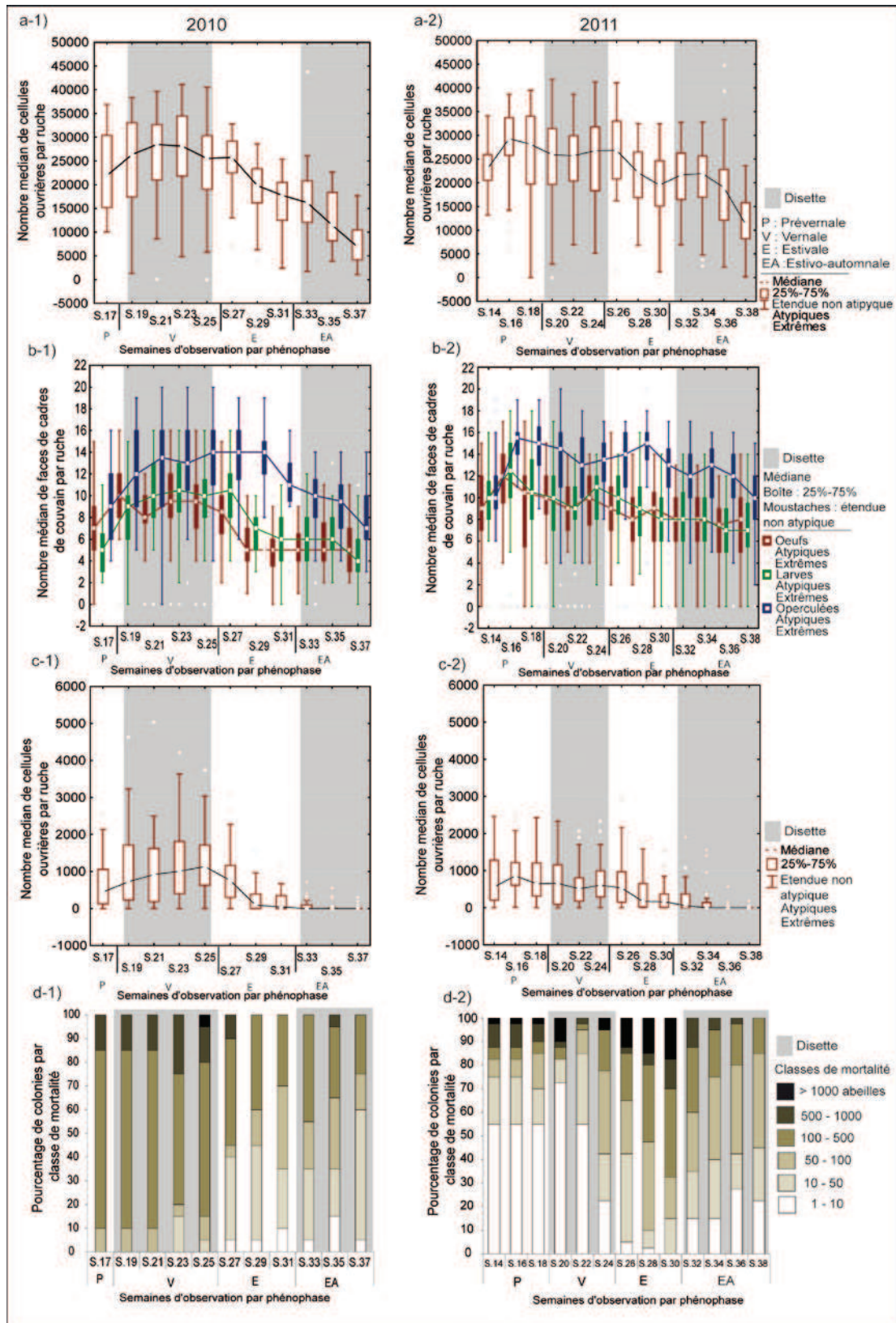


Figure 2 : Évolution du développement de la population tout au long de la saison, en 2010 et en 2011

En 2011 l'augmentation de la mortalité au cours de la phase vernale apparaît sur un plus grand nombre de colonies (Figure 2.d2). Alors que 72 % d'entre elles comptabilisent entre 1 et 10 abeilles mortes en semaine 20, elles ne sont plus que 22 % en semaine 24. Au cours de cette dernière, 35 % des colonies comptabilisent entre 50 et 100 abeilles mortes sur une durée de 15 jours.

Les tendances observées en 2011 se traduisent par une variabilité du nombre d'abeilles adultes (Figure 3). La population adulte maximale est atteinte en semaine 22 soit presque au plus fort de la période de disette. 67 % des colonies comptabilisent alors plus de 21 000 abeilles adultes contre 47 % en semaine 20 et 57 % en semaine 24.

- **La phase estivale**

La phase estivale correspond à la pleine période de floraison du tournesol (Figure 1). En 2010, elle s'étend des semaines 27 à 31, soit de début juillet à début août et des semaines 26 à 30 en 2011, soit de fin juin à fin juillet.

Cette phénophase se caractérise par une légère reprise de l'activité de ponte avant une nette régression. Cette reprise est observée en semaine 27 en 2010 et semaine 26 en 2011 (Figure 2.a1 et 116.a2). S'ensuit une régression de 31 % du nombre de cellules ouvrières en 2010. Les colonies passent alors d'environ 25 776 ($q_1 = 22\,900$; $q_2 = 29\,180$) cellules en semaine 27 à 17 765 ($q_1 = 12\,515$; $q_2 = 20\,358$) cellules en semaine 31. Les mêmes tendances s'observent en 2011 entre les semaines 26 et 30 au cours desquelles le nombre de cellules ouvrières diminue de 31 %.

Cette régression nettement plus forte pour les cellules de mâles est de 94 % en 2010 entre les semaines 27 et 31 et de 70 % en 2011, entre les semaines 26 et 30 (Figure 2.c1 et 116.c2).

La réduction des quantités de couvain se traduit par une baisse de 41 % du nombre de faces de cadres d'œufs entre les semaines 27 et 31, pour l'année 2010 (Figure 2.b1). Ces mêmes tendances s'observent au niveau des cellules operculées avec un décalage de 21 jours. En 2011, la ponte connaît un certain recul entre les semaines 26 et 28 puis connaît un pic en semaine 30, se traduisant

par une augmentation des cellules de couvain ouvrières au cours de la phase estivo-automnale (Figure 2.b2).

En 2010, le niveau de mortalité de la population adulte tend à régresser (Figure 2.d1). Alors que 45 % de colonies comptabilisent moins de 100 abeilles mortes en semaine 27, on en dénombre 70 % en semaine 31. Les tendances observées en 2011 sont inversées (Figure 2.d2). La phase estivale correspond aux plus forts taux de mortalité enregistrés au cours de la saison. Alors que 15 % des colonies observent une mortalité supérieure à 500 abeilles adultes en semaine 26, ce chiffre s’élève à 30 % en semaine 30.

Malgré des pertes importantes, en 2011, le nombre d’abeilles adultes est en augmentation (Figure 3). Plus de 62 % des colonies comptabilisent à minima une population de 21 000 individus en semaine 26 contre 80 % des colonies en semaine 30.

- **La phase estivo-automnale**

La phase estivo-automnale correspond à la deuxième période de disette. Elle intervient en fin de saison, après la fin de la floraison du tournesol et juste avant l’entrée en hivernage des colonies. Elle correspond aux semaines 33 (fin août) à 37 (fin septembre) en 2010 et 32 (début août) à 38 (fin septembre) en 2011. Cette dernière phénophase se caractérise par une forte réduction de l’activité d’élevage du couvain. Cette tendance est clairement marquée en 2010 et plus nuancée pour l’année 2011.

Au cours de la première année d’expérimentation, nous constatons une baisse constante du nombre de cellules ouvrières tout au long de cette dernière phénophase (Figure 2.a1). Celle-ci atteint un taux de 57 % de réduction entre les semaines 33 et 37. Le plus bas niveau s’observe en semaine 37, période à laquelle a été arrêté le suivi. Le nombre de cellules est alors d’environ 6 930 ($q_1 = 4311$ et $q_3 = 10\,099$) par colonie. En 2011, la réduction du nombre de cellules ouvrières est plus progressive (Figure 2.a2). Une première phase se caractérise par une légère reprise de l’élevage du couvain de 1,3 % entre les semaines 32 et 34. Le maximum est observé en semaine 34. Il correspond à environ 21 924 ($q_1 = 17\,318$ et $q_3 = 25\,536$) cellules par colonie. Ce « pic » est

suivi d’une très forte réduction du nombre de cellules de plus de 49 %, entre les semaines 34 et 38. La semaine 38 correspond aux plus faibles valeurs de la saison enregistrées soit environ 11 253 cellules par colonie ($q1 = 8\,576$ et $q3 = 15\,763$).

La fin de la forte période d’activité et de développement des colonies est aussi marquée par une quasi-absence de couvain mâle en 2010 et un très faible nombre de cellules observé en 2011 (Figure 2.c1 et 116.c2). Ces tendances sont caractéristiques de la fin de saison.

La réduction généralisée du couvain mâle et ouvrière se traduit en 2010 par une très forte réduction du nombre de faces de cadres comportant des œufs. Celui-ci se stabilise à cinq faces entre les semaines 33 et 37. L’évolution des cellules larvaires suit les mêmes tendances. Un nombre encore élevé de faces de cadres comportant des cellules operculées peut-être observé (Figure 2.b1). Ce nombre varie entre 10 faces en semaine 33 ($q1 = 8$ et $q3 = 11$) et 7 en semaine 37 ($q1 = 6$ et $q3 = 10$). Il constitue la nouvelle population à venir pour la phase d’hivernage, soit les abeilles d’hiver. En 2011, les tendances sont relativement semblables. On note une stabilisation basse du nombre de faces de cadres comportant des cellules d’œufs et de larves, soit environ 8 par colonie (Figure 2.b2). La recrudescence du nombre de cellules ouvrières observé en semaine 34 se traduit par une légère augmentation du nombre de faces de cadres de cellules operculées, d’environ 8 %. Après ce pic, l’ensemble des composantes du couvain se réduit.

La préparation des colonies pour l’entrée en phase hivernage se traduit par une réduction du nombre d’abeilles mortes par colonie excepté en semaine 33, durant l’année 2010 (Figure 2.d1). Seules 55 % d’entre elles comptabilisent alors moins de 100 abeilles mortes en 15 jours en semaine 33, contre plus de 75 % en semaine 37. En 2011 la réduction de la mortalité s’observe dès le début de la phase estivo-automnale et s’inscrit dans la continuité des tendances observées en fin période estivale (Figure 2.d2).

Parallèlement, le nombre d’individus adultes connaît une réduction progressive. 37,5 % des colonies comportent moins de 21 000 individus en semaine 32, contre 65 % en semaine 38 (Figure 3).

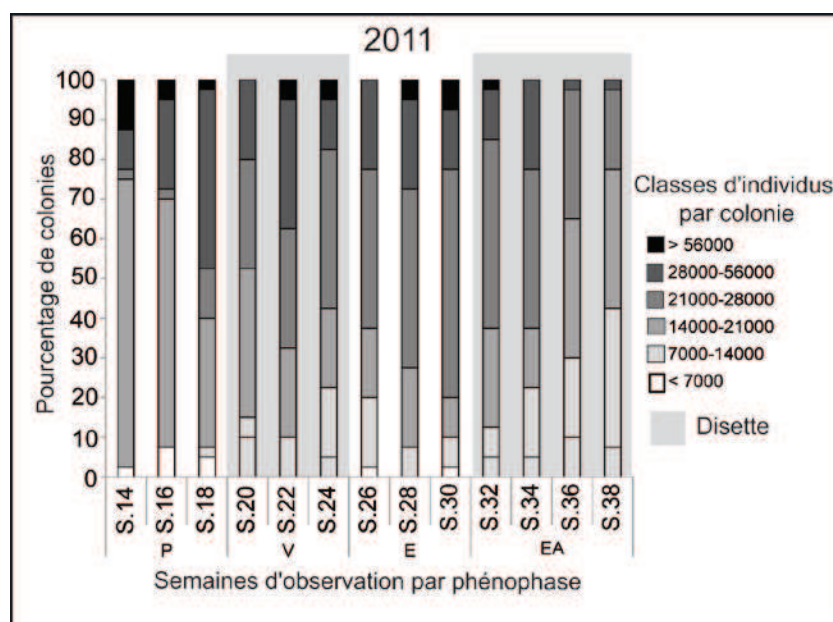


Figure 3 : Évolution de la taille de la population des colonies en fonction des différentes phénophases, pour l'année 2011

La caractérisation de la dynamique de développement des colonies tout au long de la saison et sur deux années consécutives nous a permis d'identifier un schéma d'évolution type organisé selon les quatre phénophases décrites précédemment. Toutefois, le Tableau 1 fait état de variations très significatives entre 2010 et 2011, sur la plupart des variables étudiées excepté en ce qui concerne les réserves de miel et le nombre de cellules mâles.

Ces différences nous ont amenées pour la suite des analyses à appréhender les deux années séparément, afin de voir comment les tendances observées en 2010 se traduisent en 2011.

Étude des différences inter-annuelles	Effectif (2010)	Effectif (2011)	Z	niv. p	Z ajusté	niv. p
Cellules ouvrières	396	520	-3,467	0,001	-3,467	0,001
Cellules mâles	396	520	0,509	0,611	0,517	0,605
Œufs	396	520	-6,811	0,000	-6,837	0,000
Larves	396	520	-5,639	0,000	-5,659	0,000
Operculées	396	520	-5,104	0,000	-5,127	0,000
Mortalité	220	520	7,921	0,000	8,115	0,000
Réserves de miel	380	520	1,449	0,147	1,451	0,147
Réserves de pollen	396	520	-7,636	0,000	-7,658	0,000

Test U de Mann-Whitney

Tableau 1 : Étude des variations inter-annuelles quant à l’évolution des réserves alimentaires et de la dynamique de développement de la population. *Le seuil de significativité des résultats du U de Mann-Whitney a été fixé à $p < 0,05$ %. Les valeurs présentées en gras signalent des différences significatives.*

6.1.1.3. Quelles répercussions de l’évolution des réserves sur la dynamique de développement des colonies

L’étude des corrélations entre l’évolution des réserves alimentaires stockées par les colonies et leur dynamique de développement, permet de constater une très forte dépendance de celles-ci quant à la disponibilité de la ressource.

- **Les réserves de miel**

Le Tableau 2 permet de constater des corrélations négatives très significatives en 2010 comme en 2011, entre le poids des réserves de miel stockées dans le corps de ruche tout au long de la saison et l’évolution :

- du nombre de cellules ouvrières ;
- du nombre de cellules mâles ;
- du nombre de faces de cadres comportant des œufs.

Autrement-dit, le développement du couvain est étroitement dépendant des quantités de miel stockées par les colonies et ainsi, de la disponibilité des sources de nectar dans le contexte paysager environnant. Cette dépendance étroite génère un risque important d’effondrement des populations suite aux

périodes de disette observées entre les floraisons du colza et du tournesol. Ce risque est particulièrement accru lors de la première période de disette puisque les colonies atteignent leur niveau maximal de développement.

	Corrélations étudiées	N Actifs	R de Spearman	t(N-2)	niv. p
2010	Cellules ouvrières / réserves de miel (kg)	380	-0,20	-3,94	0,000
	Cellules ouvrières / réserves de pollen	396	0,06	1,25	0,213
	Cellules de mâles / réserves de miel (kg)	380	-0,25	-4,95	0,000
	Cellules de mâles / réserves de pollen	396	0,09	1,73	0,084
	Œufs / réserves de miel (kg)	380	-0,39	-8,14	0,000
	Œufs / réserves de pollen	396	-0,03	-0,67	0,505
	Mortalités / réserves de pollen	220	-0,20	-2,95	0,004
	Mortalités / réserves de miel (kg)	220	-0,33	-5,21	0,000
2011	Cellules ouvrières / réserves de miel (kg)	520	-0,27	-6,35	0,000
	Cellules ouvrières / réserves de pollen	520	-0,01	-0,24	0,807
	Cellules ouvrières / pelotes de pollen (g)	512	0,55	15,01	0,000
	Cellules de mâles / réserves de miel (kg)	520	-0,16	-3,64	0,000
	Cellules de mâles / réserves de pollen	520	0,03	0,71	0,480
	Cellules de mâles / pelotes de pollen (g)	512	0,45	11,53	0,000
	Œufs / réserves de miel (kg)	520	-0,22	-5,234	0,000
	Œufs / réserves de pollen	520	-0,02	-0,53	0,599
	Œufs / pelotes de pollen (g)	512	0,38	9,15	0,000
	Mortalités / réserves de miel (kg)	520	0,12	2,82	0,005
	Mortalités / réserves de pollen	520	0,07	1,57	0,116
	Mortalités / pelotes de pollen (g)	512	0,09	1,98	0,048
	Population adulte / réserves de miel (kg)	520	0,08	1,75	0,081
	Population adulte / réserves de pollen	520	0,03	0,79	0,432
	Population adulte / pelotes de pollen (g)	512	0,30	7,20	0,000

Test R de Spearman

Tableau 2: Étude des corrélations entre la dynamique de ponte et l'évolution phénologique des réserves alimentaires stockées par les colonies. *Le seuil de significativité des résultats du test R de Spearman a été fixé à $p < 0,05$ %. Les valeurs présentées en gras signalent des corrélations significatives.*

Au-delà du couvain, le poids des réserves de miel est également très significativement corrélé avec l'indice de mortalité observé par colonie. Cependant, des tendances inverses s'observent entre 2010 et 2011. Au cours de la première année d'expérimentation, l'augmentation du poids des réserves de miel est corrélée négativement avec la mortalité. Au cours de la seconde année, les tendances sont inversées.

Enfin, aucune corrélation significative n'apparaît entre la taille de la population adulte et le poids des réserves de miel. L'évolution de cette population étant dépendante des surfaces de couvain élevées, nous pouvons supposer des répercussions indirectes, quant aux quantités de réserves de miels stockées, sur son évolution.

- **Le pollen**

L’impact des ressources polliniques sur la dynamique de développement de la population apparaît quelque peu contrasté. D’après le

Tableau 2, parmi l’ensemble des variables testées, seule une corrélation négative significative apparaît entre la mortalité et les réserves de pollen stockées par les colonies, en 2010. Autrement dit, une diminution des réserves de pollen se traduit par une augmentation de la mortalité des abeilles adultes et inversement. Cette tendance ne se confirme pas en 2011.

La dynamique d’évolution de l’ensemble des variables semble davantage contrainte par les quantités de pelotes de pollen collectées dans le paysage environnant, plutôt que par les réserves stockées. Le

Tableau 2 nous permet en effet de constater des corrélations positives très significatives entre chacune des variables retenue et le poids des pelotes de pollen observé à l’entrée de la ruche. Ces tendances traduisent des répercussions immédiates des quantités de pollen collectées, sur la dynamique de développement des colonies.

6.2. Analyse des modes d’adaptation des colonies en fonction des types de mosaïques paysagères

Après avoir caractérisé la dynamique de développement globale des colonies à l’échelle de la saison, il convient de voir si des formes d’adaptation particulière se distinguent en fonction des mosaïques paysagères étudiées. Pour ce faire, deux approches ont été adoptées :

- La première consiste à appréhender l’ensemble des variables observées ou traits d’histoire de vie, par le biais d’une analyse multivariée. Cette analyse doit nous permettre d’identifier les paramètres structurant la dynamique de développement des colonies, et de dégager des profils biodémographiques types.
- La seconde consiste, par le biais d’une analyse par rang (test de Kruskal-Wallis), à approfondir les effets liés au contexte paysager. Cette deuxième étape s’inscrit en complément de l’approche multivariée.

6.2.1. Caractérisation de la distribution des colonies en fonction de leurs traits d’histoire de vie

Afin d’identifier les paramètres qui structurent le développement des colonies, et afin de dégager des profils biodémographiques types, une AFC couplée à une CAH ont été réalisées pour les années 2010 et 2011, de façon séparée. Seules les 14 types de variables communes aux deux années et décrites au chapitre méthodologie ont été prises en compte, à chacune des dates d’observation (11 dates en 2010 et 13 dates en 2011). Ces variables ont été organisées en classes de quatre à huit modalités. Les modalités les plus élevées correspondent aux plus hautes valeurs observées pour chacune des variables (Figure 4). Seules les colonies ayant été confrontées à plus de deux semaines consécutives d’arrêt de ponte ont été exclues des analyses.

6.2.1.1. Les paramètres structurant la dynamique de développement des colonies

L’analyse factorielle nous a permis de dégager trois principaux gradients structurant la dynamique de développement des colonies. Ces gradients étant relativement communs aux deux années, nous avons fait le choix de les décrire en nous basant essentiellement sur les résultats de l’AFC réalisée à partir des données de 2010. Seule une nuance associée à l’axe 3 en 2011 a été précisée.

- **Le gradient lié au développement du couvain (axe 1)**

Le premier gradient situé sur l’axe 1 dans le plan factoriel 1 / 2 (Figure 4.a) met en opposition les classes ou modalités des variables associées aux quantités de couvain présentes dans les colonies. Ces quantités sont déterminées par le nombre de cellules mâles et de cellules ouvrières mesuré tout au long de la saison. Les classes de faibles valeurs (1, 2, pour les cellules ouvrières et 1 pour les cellules mâles) se situent sur la partie gauche de l’axe ; les classes de fortes valeurs (7, 8 pour le couvain ouvrière et 4 pour le couvain mâle) se situent sur la partie droite de celui-ci. Les classes 1 et 2 pour le couvain ouvrière correspondent à un nombre de cellules inférieur à 12 500 par colonie (sur une durée de 15 jours), contre plus de 27 000 pour les classes 7 et 8. Pour le couvain mâle, les plus faibles valeurs correspondent à 0 cellules (classe 1). Les plus

fortes valeurs s'élèvent à plus de 900 cellules mâles et correspondent à la classe 4.

Du point de vue des colonies, nous constatons une opposition entre celles observées au cours de la période vernale, regroupées sur le côté droit de l'axe, et celles observées durant la période estivo-automnale, regroupées à gauche de celui-ci (Figure 5.a). Les colonies associées à la période vernale se caractérisent, comme nous avons pu le voir précédemment, par un développement rapide, voire maximal, du couvain ouvrier et mâle, expliquant la présence des classes 4 et 8 sur ce côté de l'axe. Inversement, celles associées à la période estivo-automnale se caractérisent par une très nette réduction de l'activité de ponte, synonyme, dans ce cas précis, de la fin de la saison.

La prise en compte de l'origine spatiale des colonies ne permet pas, à ce stade, de faire émerger de tendances particulières. La position des trois types de mosaïques paysagères (fermées, intermédiaires et ouvertes) symbolisée par des étoiles vertes dans le plan factoriel 1 / 2 (Figure 4.a), est davantage structurée par l'axe 2 que l'axe 1.

- **Le gradient lié aux quantités de réserves de miel et pollen (axe 2)**

Le deuxième gradient structurant la dynamique de développement des colonies se situe sur l'axe 2 dans le plan factoriel 1 / 2 (Figure 4.a). Il met en opposition les classes des variables associées aux réserves de miel et de pollen. Les réserves de miel correspondent aux quantités de miel stockées par les colonies dans le corps de ruche, pesées tous les 15 jours. Les réserves de pollen correspondent au nombre de faces de cadres comportant du pollen, et reflètent les quantités stockées dans le corps de ruche. Les classes fortes (7 et 8 pour le miel, 4 pour le pollen) associées à chacune des variables se situent en bas de l'axe. Elles représentent des valeurs supérieures à 13 kg pour le miel et à 10 faces de cadres par colonie pour le pollen. Les valeurs faibles (classes 1 et 2 pour le miel et classe 1 pour le pollen) représentent moins de 5 kg pour le miel et moins de 4 faces de cadres pour le pollen.

Du point de vue des colonies, nous constatons une opposition entre celles observées au cours de la période vernale, regroupées en haut de l'axe, et celles

observées durant la période estivale, regroupées en bas de celui-ci (Figure 5.a). La période vernale correspond à la première phase de disette (après floraison du colza) et à une très forte diminution des réserves de miel et de pollen dans les colonies. À l’inverse, la période estivale correspond à la pleine floraison du tournesol et à une très forte accumulation de miel et de pollen dans les corps de ruche, pouvant parfois se traduire par un arrêt temporaire de la ponte. Ces tendances expliquent la présence des classes 1 pour le pollen, 1 et 2 pour le miel en haut de l’axe, et des classes 4 et 7, 8 en bas de celui-ci.

En considérant la nature des mosaïques paysagères étudiées, l’axe 2 fait ressortir une légère opposition entre les structures fermées (PF) et intermédiaires (PI), (Figure 4.a). Les premières se distinguent par des quantités de réserves de miel et de pollen plus abondantes que celles situées au sein des mosaïques intermédiaires. La position centrale (à l’interface entre les axes 1 et 2) des mosaïques paysagères ouvertes (PO) ne permet pas de faire ressortir de tendance particulière. Ces observations seront approfondies par le biais d’une analyse par rang (test de Kruskal-Wallis), comme cela a été évoqué précédemment.

- **Le gradient d’abondance versus rarecence ou disette (axe 3)**

Enfin, le troisième gradient situé sur l’axe 3 dans le plan factoriel 2 / 3 (Figure 4.b) met en opposition deux phases de développement des colonies. Celles-ci divergent légèrement entre les deux années d’observation. En 2010, ces phases sont liées d’une part aux périodes d’abondance maximale des ressources (prévernale et estivale), d’autre part aux périodes de disette (vernale et estivo-automnale). En 2011, cet axe met en opposition la période de disette liée à la phase estivo-automnale, aux périodes de disettes mixtes liées tout autant à la phase vernale qu’estivo-automnale.

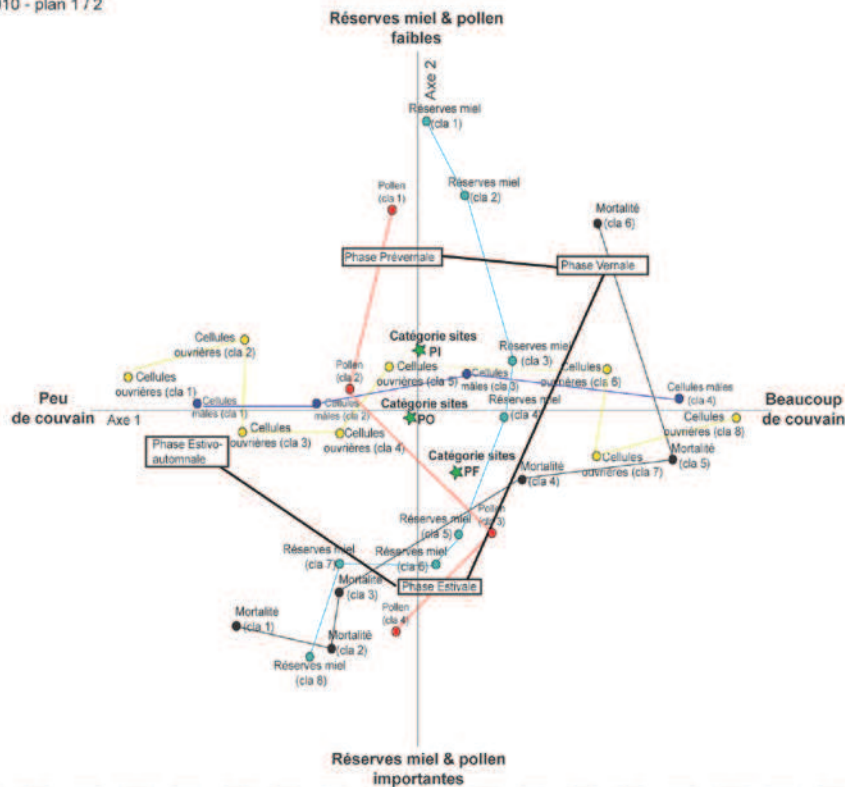
En 2010, les périodes d’abondance se situent en haut de l’axe 3, les périodes de disette en bas de celui-ci. Les variables structurées par cet axe concernent essentiellement le couvain (nature et quantités). Les classes ou modalités intermédiaires, 4 et 5 pour le couvain ouvrière et 2 pour le couvain mâle, se situent en haut de l’axe. Les classes fortes et faibles soit 1 et 8 pour le couvain ouvrière et 1 et 4 pour le couvain mâle se situent en bas de celui-ci. Les classes

intermédiaires traduisent un développement relatif du couvain compris entre 17 078 et 23 800 cellules ouvrières et entre 223 et 971 cellules mâles par colonie (sur une durée de 15 jours). Les classes faibles et fortes traduisent deux stades de développement du couvain associés à chacune des périodes de disette. Le plus fort développement du couvain (classe 8 pour les cellules ouvrières et 4 pour les cellules mâles) correspond à la première période de disette située en phase vernale. Ce développement peut alors atteindre plus de 30 000 cellules ouvrières par colonie (sur une durée de 15 jours) et plus de 1 000 cellules pour les mâles (Figure 2.a1 et .a2 ; Figures 116.c1 et 2.c2) La deuxième période de disette située après la floraison du tournesol, en période estivo-automnale se caractérise par les plus faibles niveaux de développement du couvain observés au cours de la saison. Le nombre de cellules ouvrières correspond environ à 8 300 cellules par colonie ; le couvain mâle étant quant à lui absent. Cette opposition entre périodes d'abondance et de disette se confirme lorsque l'on appréhende la répartition des colonies (Figure 5.b). Celles situées en haut de l'axe ont été observées en période estivale. Celles situées en bas ont été observées en période estivo-automnale et vernale.

En 2011, l'organisation des variables et des modalités correspondantes suit à peu près les mêmes tendances que celles décrites ci-dessus. Toutefois, nous notons une inversion quant à la position des phases estivales et estivo-automnales dans le plan factoriel 2 / 3. Cette inversion induit un déplacement de la période de disette liée à la phase estivo-automnale en haut de l'axe. Les phases de disette mixtes étant situées en bas de celui-ci.

Année 2010 - plan 1 / 2

a)



Année 2010 - plan 2 / 3

b)

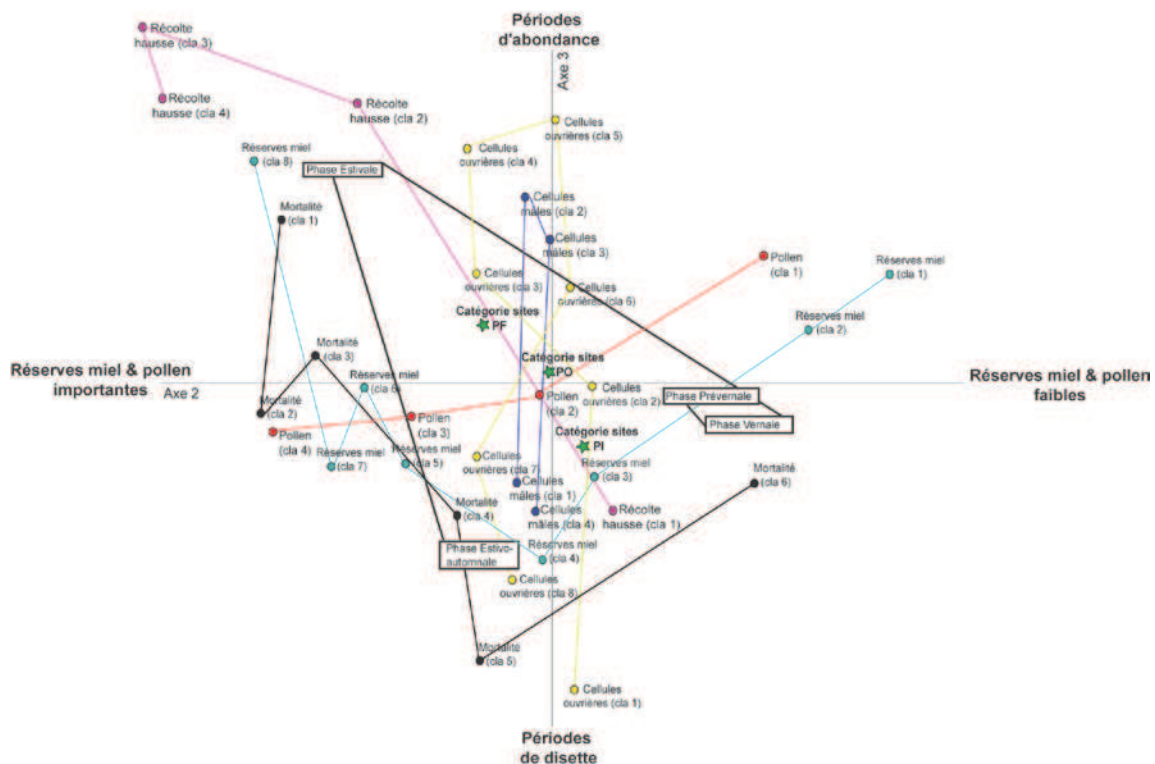


Figure 4 : Organisation des variables structurant la dynamique de développement des colonies selon les plans factoriels 1 / 2 (a) et 2 / 3 (b) d'après 396 individus.

En considérant la nature des mosaïques paysagères auxquelles sont associées les colonies, les axes 2 / 3 traduisent une légère opposition entre les structures paysagères fermées (PF) et intermédiaires (PI), (Figure 4.b). Les premières semblent davantage associées aux périodes d’abondance à l’inverse des secondes plus corrélées avec les périodes de disette. Le poids des récoltes de miel (issues des hausses), des réserves situées dans le corps de ruche, de même que les surfaces de couvain ouvrière semblent plus élevés pour les colonies situées en contexte paysager fermé (PF) qu’intermédiaire (PI). La position centrale des structures paysagères ouvertes (PO) ne permet pas de faire ressortir de tendance particulière. Bien que les mêmes observations se dessinent pour l’année 2011, ces différences nécessitent d’être approfondies notamment via la mobilisation du test statistique par rang de Kruskal-Wallis.

In fine, trois paramètres structurant la dynamique de développement des colonies ont pu être identifiés. Deux d’entre eux sont directement liés aux traits d’histoire de vie de celles-ci. Ils concernent, comme nous l’avons vu, l’état des réserves stockées dans le corps de ruche et la dynamique de ponte. Le troisième paramètre est davantage associé à la configuration de la saison apicole en milieu agricole, opposant des périodes durant lesquelles les colonies se voient confrontées à des situations extrêmes en terme de dynamique de développement et d’acquisition de la ressource.

Les résultats issus de cette première phase d’analyse nous conduisent maintenant à identifier les formes d’adaptation des colonies via la caractérisation de différents profils biodémographiques. Pour ce faire, nous avons eu recours à une classification ascendant hiérarchique (CAH), couplée à l’AFC.

6.2.1.2. Caractérisation des principaux profils biodémographiques

11 classes résultent de la CAH réalisée pour l’année 2010 (Figure 5.a et 119.b) et 12 pour l’année 2011 (Figure 6.a et 120.b). Celles-ci ont été représentées sur un dendrogramme et projetées dans les plans factoriels 1 / 2 et 2 / 3. En 2010 comme en 2011, les classes s’articulent entre elles selon les différentes phénophases caractéristiques de cycle d’évolution saisonnier des colonies. Ces phénophases évoluent de la période prévernale (classes 4 et 5 en 2010 et 8 et 12 en 2011) à la période estivo-automnale (classes 3, 8 et 1 en 2010 et 7 et 10 en

2011), traduisant la présence d’une structure d’ordre, matérialisée par la flèche noire sur les plans 1 / 2 et 2 / 3 (Figure 5.a et 119.b ; Figure 6.a et 120.b).

Chaque classe correspond à une forme d’adaptation des colonies laissant apparaître un certain type de profil biodémographique. Ces classes ont été regroupées en cinq catégories correspondant successivement à : la phase prévernale (classes 4 et 5 en 2010 et 6 et 12 en 2011), la phase vernale (classes 2 et 6 en 2010 et 2, 8, 9 en 2011), la phase estivale (classes 7, 9, 10 en 2010 et 1, 5 en 2011), la phase estivo-automnale (classes 1, 3, 8 en 2010 et 7, 10 en 2011) et enfin la phase mixte (classes 11 en 2010 et 3, 4, 11 en 2011).

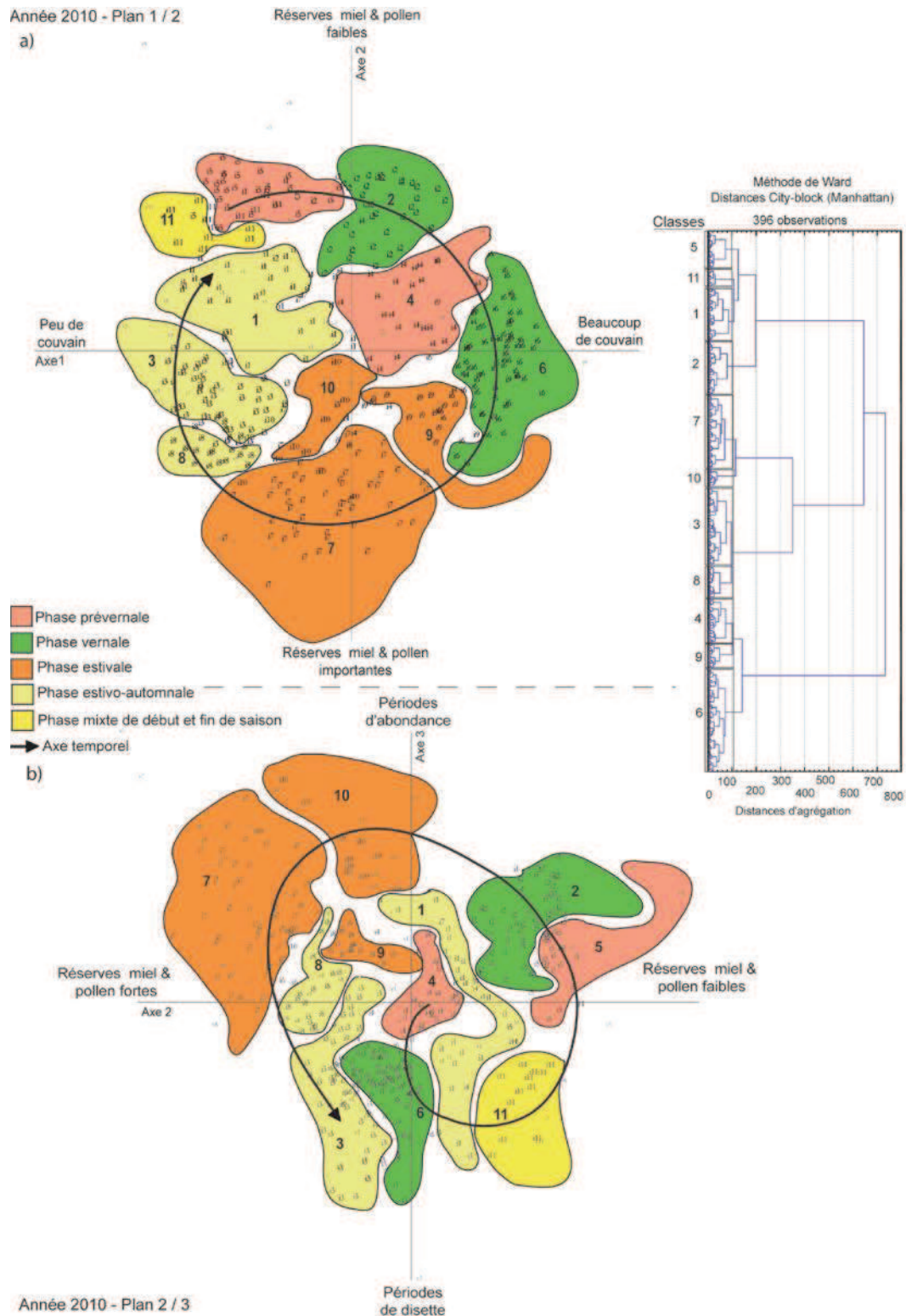


Figure 5 : Résultats de la classification ascendante hiérarchique présentée dans l'espace factoriel de l'AFC selon les plans 1 / 2 et 2 / 3, d'après 396 individus, pour l'année 2010. *Les chiffres précédés d'un « i » sur les graphiques correspondent aux individus, ceux précédés d'un « v » correspondent aux variables.*

- **Phase prévernale**

Cette phase correspond à la période de floraison du colza. Les colonies sont en pleine expansion comme cela a déjà été précisé en première partie de ce chapitre. Malgré tout, en 2010 comme en 2011, deux types de profils biodémographiques ont été identifiés (Figure 5 et Figure 6). Tous deux correspondent à une adaptation différenciée des colonies. Les classes 4 en 2010 et 6 en 2011 regroupent les individus ayant le plus fort niveau de développement (en terme de reproduction). Celui-ci correspond en moyenne à $27\,890 \pm 5\,110$ cellules ouvrières en 2010 et à $27\,770 \pm 6\,270$ en 2011. Les quantités de miel stockées sont moyennes à faibles et varient entre 8 ± 3 kg par ruche au cours de la première année et 9 ± 4 kg la seconde. L’ensemble des mosaïques paysagères est représenté au sein de ce premier type de profil. On note toutefois une prédominance des structures intermédiaires (PI) et ouvertes (PO) en 2010 comme en 2011 (Figure 7).

Le second type de profil biodémographique concerne les classes 5 en 2010 et 12 en 2011. Celles-ci regroupent les colonies se caractérisant par une dynamique de ponte plus faible. Le nombre de cellules ouvrières varie en moyenne entre $14\,170 \pm 3\,182$ en 2010 et $21\,850 \pm 3\,570$ en 2011. Les réserves de miel faibles, sont comprises entre 4 ± 2 et 5 ± 1 kg par ruche. La première année est largement représentée par les individus associés aux mosaïques paysagères ouvertes (PO). La seconde année est prédominée par les colonies situées au sein des mosaïques intermédiaires (PI) et du site PI (site fermé), (Figure 7).

- **Phase vernale ou première période de disette**

La phase vernale regroupe deux types de profils biodémographiques en 2010 et trois en 2011 (Figure 5 et Figure 6). Cette phase correspond à la première période de disette, soit aux mois de mai et juin. Les colonies atteignent généralement leur stade de ponte et de population adulte maximal. Cependant, certaines nuances sont à souligner. Les profils observés au cours des deux années traduisent une adaptation différenciée de celles-ci face à la première période de disette. La classe 2 en 2010 regroupe les colonies disposant d’une dynamique de ponte relativement moyenne ($22\,900 \pm 4\,100$ cellules ouvrières en moyenne) et de réserves très faibles (3 ± 2 kg en moyenne). La classe 9 en 2011 se caractérise

également par des réserves de miel relativement basses (3 ± 2 kg en moyenne). La dynamique de ponte ou reproduction y est plus importante ($32\,600 \pm 5\,200$ cellules ouvrières en moyenne) laissant supposer des répercussions majeures de la phase de disette, sur l'évolution future de ces colonies. La classe 8 en 2011 se caractérise par une dynamique de ponte faible équivalente à la classe 2 en 2010, mais par des réserves de miel nettement plus importantes (8 ± 5 kg en moyenne). Enfin les classes 6 en 2010 et 2 en 2011 regroupent les colonies les mieux disposées à affronter la période de disette. Le nombre moyen de cellules ouvrières y est élevé (entre $32\,000 \pm 4\,776$ en 2010 et $30\,050 \pm 5\,400$ en 2011) tout comme les réserves de miel (9 ± 2 kg en moyenne en 2010 contre 11 ± 5 kg en 2011).

Les colonies associées à la classe 2 en 2010 se situent majoritairement au sein des structures paysagères fermées (PF) et ouvertes (PO). Celles associées à la classe 9 correspondent aux sites EN (ouvert) et AU (intermédiaire). Les colonies associées aux classes 6 en 2010 et 2 en 2011, caractérisées par le plus fort niveau de développement, sont principalement situées au sein des structures paysagères fermées (PF) et des sites MO (intermédiaire) et EN (ouvert). Enfin la classe 8 en 2011 est relativement hétéroclite et regroupe les sites AU (intermédiaire), EN (ouvert) et PI (fermé).

- **Phase estivale**

La phase estivale se caractérise par la pleine floraison du tournesol. Deux principaux types de profils biodémographiques ont été identifiés en 2010 comme en 2011 (Figure 5 et Figure 6). Les classes 7, 10 (en 2010) et 5 (en 2011) rassemblent les colonies disposant d'une dynamique de ponte relativement faible comprise en moyenne entre $18\,270 \pm 3\,800$ et $19\,160 \pm 5\,700$ cellules ouvrières par ruche. Les réserves sont quant à elles élevées et varient en moyenne entre $15 \pm 3,6$ kg et 18 ± 5 kg par colonie. Le second type de profil correspond aux classes 9 en 2010 et 1 en 2011. Les colonies associées à ces classes se caractérisent par une dynamique de ponte élevée comprise en moyenne entre $26\,120 \pm 4\,390$ et $26\,550 \pm 3\,750$ cellules ouvrières par ruche. Les réserves de miel sont moyennes, variant entre $9 \pm 3,4$ kg et 13 ± 5 kg par colonie.

Les individus associés aux classes 9 en 2010 et 5 en 2011 se situent majoritairement au sein des mosaïques paysagères fermées (PF) et ouvertes (PO). Les colonies issues de la classe 1 en 2011 sont principalement situées au sein des structures fermées (PF) et du site MO dit intermédiaire. Les classes 7 et 10 en 2010 sont, quant à elles, relativement hétéroclites et regroupent des colonies situées respectivement sur les sites EN (ouvert), AU (intermédiaire) et CA (fermé) et PI (fermé), MO (intermédiaire) et TA (ouvert).

- **Phase estivo-automnale ou seconde période de disette**

La phase estivo-automnale ou deuxième période de disette se situe en fin de saison, après la floraison du tournesol, et se caractérise par une nette régression de la dynamique de développement des colonies. Elle regroupe les classes 1, 3, 8 en 2010 et 7 et 10 en 2011 (Figure 5 et Figure 6).

Trois profils biodémographiques émergent en 2010 et deux en 2011. La classe 3 en 2010 regroupe les colonies dont la ponte est relativement faible ($10\,730 \pm 7\,150$ cellules ouvrières en moyenne) mais les réserves de miel élevées (15 ± 4 kg en moyenne). La classe 8 regroupe les colonies se caractérisant par une ponte relativement moyenne ($14\,480 \pm 6\,040$ cellules ouvrières) et des réserves très élevées pour la saison (17 ± 6 kg). Les colonies associées aux classes 1 en 2010 et 10 en 2011 disposent d’une dynamique de ponte et de réserves relativement moyennes. Le nombre de cellules ouvrières varie en moyenne par ruche entre $14\,230 \pm 6\,700$ et $15\,600 \pm 6\,400$ et les réserves de miel entre $9 \pm 3,6$ et $9 \pm 5,2$ kg. Enfin, la classe 7 en 2011 se caractérise par une ponte forte ($21\,680 \pm 7\,300$ cellules ouvrières en moyenne par colonie), ainsi que par des réserves de miel moyennes (9 ± 4 kg).

Les colonies associées aux classes 1, 3 (en 2010) et 10 (en 2011) se situent principalement au sein des mosaïques paysagères intermédiaires (PI) et ouvertes (PO). La classe 7 en 2011 regroupe essentiellement des colonies associées aux structures paysagères fermées (PF) et ouvertes (PO). Enfin la classe 8 en 2010 est représentée à plus de 70 % par des colonies issues des mosaïques paysagères fermées (Figure 7).

- **Phase mixte**

La phase mixte regroupe les classes 11 en 2010 et 3, 4 et 11 en 2011 (Figure 5 et Figure 6). Celles-ci sont étroitement associées aux périodes de disette situées entre la floraison du colza et du tournesol, voire après la floraison de ce dernier.

Un type de profil biodémographique est observé en 2010 et trois en 2011. La classe 11 en 2010 regroupe des colonies caractérisées par une activité de ponte et des réserves de miel très faibles. Celles-ci comptabilisent $5\,890 \pm 3\,090$ cellules ouvrières en moyenne et 4 ± 2 kg de miel. La classe 3 en 2011 regroupe des colonies ayant une activité de ponte et des réserves dites moyennes. Le nombre de cellules ouvrières est d'environ $10\,580 \pm 6\,350$ par individu et les réserves de miel de $8 \pm 5,3$ kg. La classe 4 se caractérise par une ponte forte ($21\,511 \pm 6\,300$ cellules ouvrières en moyenne par colonie) et des réserves relativement faibles (4 ± 4 kg). Enfin la classe 11 également associée à 2011 regroupe des colonies ayant une activité de ponte faible ($8\,000 \pm 6\,000$) mais d'importantes réserves (19 ± 4 kg par individu en moyenne).

Les colonies associées aux classes 3 et 4 en 2011 se situent principalement au sein des mosaïques paysagères intermédiaires (PI) et ouvertes (PO). La classe 11 en 2011 est étroitement associée aux structures paysagères fermées (PF) et intermédiaires (PI) alors que la classe 11 en 2010 est représentée plus de 80 % par le site MO (intermédiaire).

Ces classes montrent que les colonies appréhendent les périodes de disette de façon très différente.

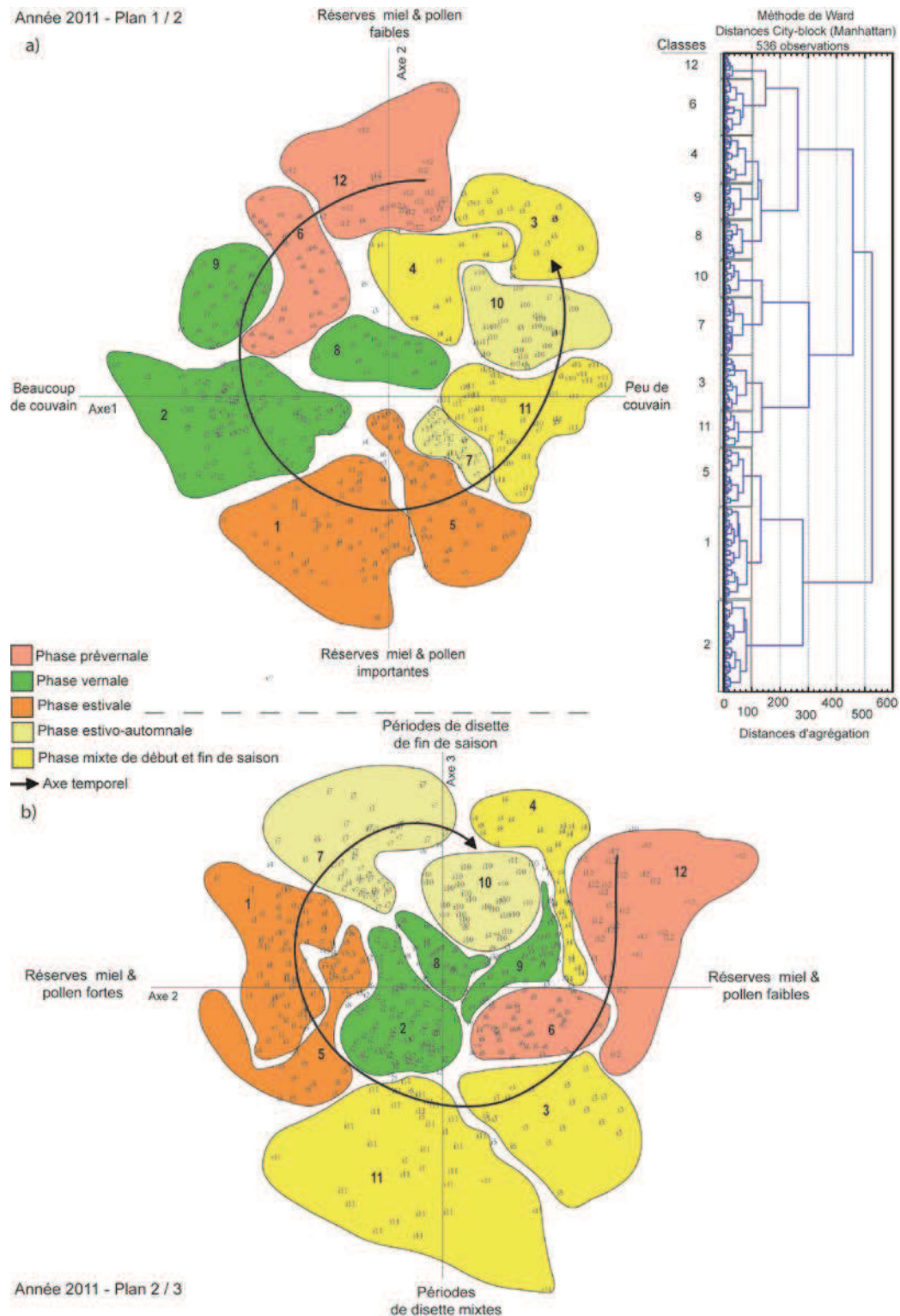


Figure 6 : Résultats de la classification ascendante hiérarchique présentée dans l’espace factoriel de l’AFC selon les plans 1 / 2 et 2 / 3, d’après 536 individus, pour l’année 2011. Les chiffres précédés d’un « i » sur les graphiques correspondent aux individus, ceux précédés d’un « v » correspondent aux variables.

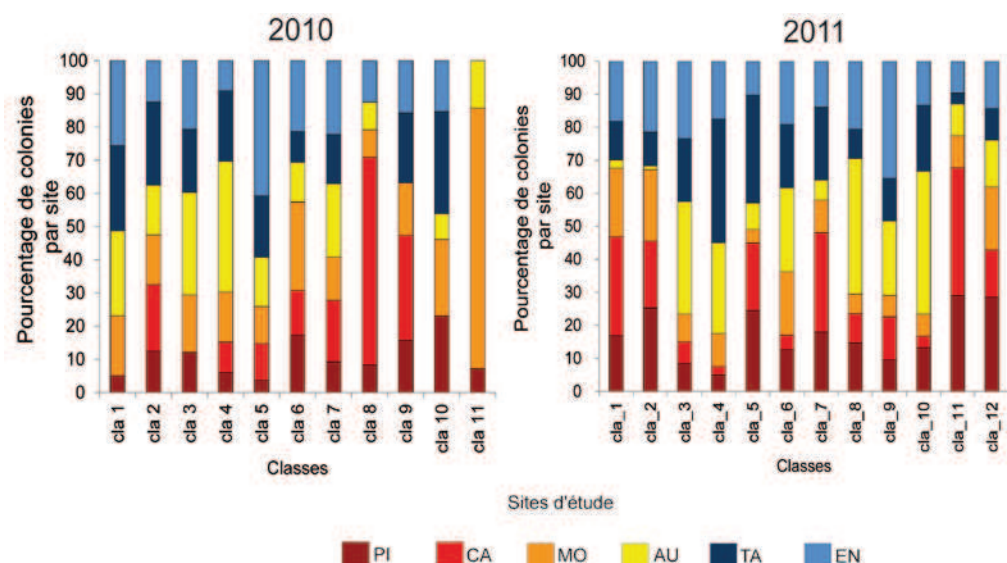


Figure 7 : Représentativité des sites d’étude selon les différentes classes issues des CAH réalisées en 2010 et en 2011.

In fine, cette approche par classe nous permet de constater des formes d’adaptation différenciées des colonies en fonction des phénophases. À l’échelle de la saison, quatre grands types de formes semblent émerger. Nous pouvons distinguer :

- les colonies allouant prioritairement leurs efforts à la recherche de nourriture ;
- celles favorisant davantage l’activité de ponte ;
- celles répartissant leurs efforts en fonction de l’activité de ponte et de collecte ;
- et enfin celles trop faibles pour maintenir ces deux dimensions.

L’analyse factorielle des correspondances et la classification ne font ressortir que de façon très secondaires les effets liés aux sites et aux catégories de sites. Dans le but d’approfondir ces tendances, nous avons fait le choix de comparer le comportement des différents ruchers à l’aide du test par rang de Kruskal-Wallis pour chacune des dates d’observation en ne prenant en compte que les variables les plus structurantes, caractérisant l’activité de ponte et de collecte.

6.2.2. Analyse des effets liés aux types de structures paysagères

L’analyse des variations entre catégories de sites nous a conduits au préalable à observer les différences entre sites de même catégorie à l’aide du test U de Mann-Whitney (équivalent non paramétrique du test t de Student). Les comparaisons ont été réalisées pour chacune des variables présentées ci-dessous, et chacune des dates d’observation, en 2010 comme en 2011. Les résultats présentés en annexe (Annexe 29 et Annexe 30) nous permettent de constater une très faible variabilité quant à l’évolution des principaux traits d’histoire de vie des colonies, entre sites de même catégorie. Ces variations sont davantage marquées en 2011 qu’en 2010 en ce qui concerne les mosaïques paysagères intermédiaires (PI : AU et MO) ; le site MO ayant des valeurs moyennes supérieures au site AU dans 31 % des cas. Ces différences s’observent notamment au niveau du poids des réserves de miel stockées dans le corps de ruche et des quantités de pollen collectées (Annexe 30.b). Celles-ci restant globalement inférieures à la moyenne des observations réalisées, nous avons considéré que les colonies associées à la catégorie de sites intermédiaire (PI) étaient représentatives de cette dernière. Cette première étape de « validation » nous a permis d’appréhender les variations à un niveau supérieur, qui concerne les trois types de mosaïques paysagères retenues : fermées (PF), intermédiaires (PI) et ouvertes (PO).

Les résultats présentés dans le Tableau 3 nous permettent de constater des tendances intéressantes. Les initiales précisent le type de mosaïque paysagère disposant des valeurs moyennes les plus élevées. Seule la variable mortalité indique les catégories de sites ayant les plus faibles valeurs.

Les différences inter-catégories de sites apparaissent plus marquées en 2011 qu’en 2010 et confirment les variations inter-annuelles soulignées au début de ce chapitre. Malgré tout, des tendances communes émergent entre les deux années. Nous pouvons noter une forte prédominance des catégories de sites intermédiaires et fermées pour une majorité de variables. Ces catégories disposent par ailleurs des plus forts taux de recouvrement de ligneux.

2010	Phénophases	Semaines	cellules ouvrières	cellules mâles	poids réserves de miel	cellules œufs	cellules larves	cellules operculées	réserves pollen	mortalité				
Différences inter-catégories de sites	Prévernale	S.17	0,788	0,240	0,335	0,836	0,688	0,990	0,426	0,306				
	Vernale	S.19	0,584	0,795	0,348	0,849	0,837	0,728	0,880	0,306				
		S.21	0,607	0,570	0,104	0,537	0,839	0,880	0,219	0,306				
		S.23	0,117	0,760	0,568	0,215	0,388	0,420	0,398	0,231				
		S.25	0,933	0,705	0,864	0,526	0,177	0,510	0,153	0,509				
	Estivale	S.27	0,045	PI	0,943	0,093	0,018	PI	0,232	0,618	0,236	0,018	PO	
		S.29	0,264	0,789	0,120	0,483	0,464	0,946	0,154	0,024	PO			
		S.31	0,094	0,005	PI	0,330	0,230	0,011	PF	0,038	PF	0,250	0,000	PF
	Estivo-automne	S.33	0,039	PI	0,155	0,274	0,125	0,005	PF	0,051	0,029	PO	0,001	PF
		S.35	0,002	PF	0,305	0,424	0,658	0,140	0,018	PF	0,471	0,019	PF	
		S.37	0,019	PO	0,008	PI	0,167	0,396	0,094	0,084	0,679	0,019	PF	

2011	Phénophases	Semaines	cellules ouvrières	cellules mâles	poids réserves de miel	pelotes pollen (g/24h)	cellules œufs	cellules larves	cellules operculées	réserves pollen	mortalité	population adulte						
Différences inter-catégories de sites	Prévernale	S.14	0,195	0,997	0,221	0,240	0,070	0,083	0,047	PF	0,063	0,013	PI	0,019	PF			
		S.16	0,353	0,927	0,000	PF	0,506	0,107	0,112	0,068	0,827	0,013	PI	0,040	PF			
		S.18	0,239	0,792	0,000	PF	0,010	PO	0,908	0,665	0,928	0,003	PI	0,011	PI	0,676		
	Vernale	S.20	0,072	0,317	0,000	PF	0,009	PO	0,066	0,107	0,929	0,928	0,055		0,534	PO		
		S.22	0,158	0,200	0,000	PF	0,104	0,665	0,226	0,181	0,001	PF	0,008	PF	0,001	PO		
		S.24	0,325	0,042	PO	0,000	PF	0,000	PO	0,391	0,415	0,186	0,001	PF	0,016	PF	0,008	PF
	Estivale	S.26	0,233	0,000	PO	0,013	PO	0,000	PO	0,590	0,863	0,344	0,000	PF	0,008	PF	0,322	
		S.28	0,558	0,011	PF	0,787	0,044	PO	0,290	0,615	0,738	0,290	0,031	PI	0,021	PI	0,021	PO
		S.30	0,211	0,034	PF	0,948	0,430	0,890	0,850	0,893	0,170	0,009	PI		0,298			
	Estivo-automne	S.32	0,508	0,003	PF	0,438	0,061	0,554	0,260	0,735	0,829	0,014	PI		0,316			
		S.34	0,450	0,432	0,017	PF	0,224	0,967	0,262	0,157	0,109	0,010	PI		0,012	PF		
		S.36	0,490	0,020	PF	0,002	PF	0,056	0,829	0,197	0,262	0,099	0,020	PI		0,679		
		S.38	0,193	0,148	0,022	PF	0,449	0,005	PF	0,136	0,413	0,316	0,000	PI		0,220		

Test de Kruskal-Wallis

Tableau 3 : Étude des variations liées à l’évolution des THV des colonies tout au long de la saison, entre les trois types de mosaïques paysagères, en 2010 et en 2011. Le seuil de significativité des résultats du test de Kruskal-Wallis a été fixé à $p < 0,05$ %. Les valeurs présentées en gras signalent des différences significatives. Les initiales notées dans les colonnes grises indiquent les catégories de sites ayant la moyenne la plus élevée. Seule la colonne liée à la mortalité indique les catégories de sites ayant les moyennes les plus basses.

En 2010, les différences apparaissent essentiellement au cours de la seconde partie de la saison, en période estivale, durant la floraison du tournesol, et en période estivo-automne ou seconde phase de disette. Les variations les plus marquées concernent le nombre de cellules ouvrières présent dans les colonies ainsi que les taux de mortalité. Les trois catégories de sites se distinguent tour à tour entre les semaines 33 et 37. Les colonies situées au sein des mosaïques paysagères ouvertes (PO) disposent des plus fortes quantités de couvain en toute fin de saison soit en moyenne $9\,116 \pm 4\,400$ cellules ouvrières par ruche. Celles-ci connaissent cependant d’importantes variations, légèrement supérieures aux sites fermés (PF : $9\,357 \pm 4\,180$) et intermédiaires ($5\,099 \pm 2\,970$).

Concernant les taux de mortalité observés à la ruche, les moins élevés se situent sur les sites ouverts (PO) en période estivale, et sur les sites fermés (PF) en période prévernale et estivo-automnale.

Un dernier élément intéressant à souligner concerne la prédominance des réserves de pollen stockées par les colonies en période estivo-automnale et plus spécifiquement en semaine 33 sur les sites ouverts (PO). Aucune différence significative ne transparaît entre les catégories de sites quant aux quantités de miel stockées.

En 2011, les variations inter-catégories de sites semblent nettement plus marquées qu'en 2010 et apparaissent dès le début de la saison (Tableau 3. 2011). Alors que, durant la première année, celles-ci sont essentiellement reflétées par la dynamique de ponte et les taux de mortalité observés à la ruche, au cours de la seconde année, elles sont davantage associées aux quantités de réserves collectées et stockées (miel et pollen). Des différences apparaissent malgré tout, au niveau de la population, via l'indice de taille et la variable cellules mâles. Enfin, les tendances observées en 2010, concernant les taux de mortalité, se confirment pour l'année 2011.

Parmi les trois types de structures paysagères retenues, les variations indiquent une nette prédominance des mosaïques fermées (PF) sur l'ensemble des variables au détriment des catégories de sites ouverts (PO) et intermédiaires (PI), excepté en ce qui concerne le poids des pelotes de pollen collectées sur une durée moyenne de 24 h (Tableau 3). Ces tendances sont particulièrement marquées durant les deux périodes de disette. Les quantités de miel stockées par les colonies lors de la phase vernale (première phase de disette) atteignent en moyenne 3 ± 3 kg par ruche sur les sites intermédiaires (PI) contre 4 ± 3 kg sur les sites ouverts et 11 ± 4 kg sur les sites fermés (PF). Les faibles valeurs observées pour les mosaïques paysagères intermédiaires sont à nuancer puisque l'on note des différences significatives entre les deux sites tout au long de la période vernale (Annexe 30.b). Alors que les réserves de miel s'élèvent en moyenne à $6 \pm 3,5$ kg par colonie sur MO, tout au long de cette période, elles n'atteignent pas plus de $1,2 \pm 0,9$ kg sur AU, ce dernier disposant par ailleurs d'un plus faible taux de recouvrement de la composante ligneuse. Ces tendances

se confirment au cours de la seconde période de disette ou phase estivo-automnale. Les colonies situées en contexte paysager fermé (PF) disposent des réserves les plus importantes avec 14 ± 1 kg de miel en moyenne contre $10 \pm 0,4$ kg sur les sites intermédiaires (PI) et $9 \pm 0,08$ kg sur les sites ouverts (PO). Les différences significatives associées aux réserves de pollen en période vernale confirment ces observations. Alors que les réserves de pollen représentent en moyenne 10 ± 4 faces de cadres par colonie sur les sites fermés (PF), celles-ci ne sont plus que de $6 \pm 0,5$ faces en contexte paysager ouvert (PO). Seules les quantités de pelotes de pollen collectées en début de période vernale et durant la phase estivale traduisent des tendances inverses avec une nette prédominance des sites ouverts (PO). Les plus grandes différences s'observent durant la floraison du tournesol (période estivale). Les colonies situées au sein des mosaïques paysagères ouvertes collectent en moyenne $108 \pm 2,7$ g / 24 h contre 43 ± 6 g / sur les sites fermés (PF).

Au-delà des réserves, nous pouvons noter des variations importantes concernant la taille de la population adulte. Celle-ci est supérieure pour les colonies localisées en contexte paysager fermé à plusieurs périodes de la saison notamment durant les semaines 14, 16, 24 et 34 situées en phase prévernale, vernale et estivo-automnale. La taille de la population apparaît plus élevée en semaine 22 (période vernale) et 28 (période estivale) pour les colonies situées sur les sites ouverts (PO). On note enfin une nette prédominance du nombre de cellules mâles par colonie en période estivale pour les colonies situées en contexte paysager ouvert et fermé. Cette tendance s'observe à nouveau en période estivo-automnale sur le second type de sites.

L'étude des variations entre catégories de sites pour chacune des dates d'observation permet de constater des effets ponctuels du contexte paysager sur l'évolution des traits d'histoire de vie des colonies. Il importe donc dans un dernier temps, de questionner le rôle de la composante ligueuse au regard des tendances observées.

6.3. Analyse des impacts de la composante ligneuse sur la dynamique de développement des colonies

Appréhender le rôle spécifique de la composante ligneuse sur l’évolution des traits d’histoire de vie des colonies nous incite au préalable à analyser l’influence du contexte climatique local.

6.3.1. Impacts des conditions climatiques locales sur l’évolution des THV des colonies.

Variables colonies	Variables climatiques	Corrélations entre les variables en 2010				Corrélations entre les variables en 2011			
		N Actifs	R de Spearman	t(N-2)	niv. p	N Actifs	R de Spearman	t(N-2)	niv. p
Cellules mâles	Humidité moyenne	66	0,455	4,086	0,000	78	-0,291	-2,652	0,010
	Point de rosée moyen	66	-0,296	-2,479	0,016	78	-0,701	-8,571	0,000
	Précipitations moyennes	66	0,403	3,525	0,001	78	-0,178	-1,580	0,118
	Températures moyennes	66	-0,478	-4,348	0,000	78	-0,590	-6,369	0,000
Cellules ouvrières	Humidité moyenne	66	0,393	3,415	0,001	78	-0,208	-1,857	0,067
	Point de rosée moyen	66	-0,216	-1,771	0,081	78	-0,516	-5,255	0,000
	Précipitations moyennes	66	0,369	3,181	0,002	78	-0,109	-0,958	0,341
	Températures moyennes	66	-0,396	-3,451	0,001	78	-0,435	-4,211	0,000
Cellules larves	Humidité moyenne	66	0,411	3,606	0,001	78	-0,296	-2,706	0,008
	Point de rosée moyen	66	0,077	0,619	0,538	78	-0,625	-6,981	0,000
	Précipitations moyennes	66	0,229	1,882	0,064	78	-0,218	-1,944	0,056
	Températures moyennes	66	-0,090	-0,724	0,472	78	-0,526	-5,395	0,000
Cellules oeufs	Humidité moyenne	66	0,485	4,433	0,000	78	-0,170	-1,506	0,136
	Point de rosée moyen	66	-0,330	-2,796	0,007	78	-0,506	-5,109	0,000
	Précipitations moyennes	66	0,378	3,264	0,002	78	-0,199	-1,766	0,081
	Températures moyennes	66	-0,478	-4,359	0,000	78	-0,485	-4,840	0,000
Cellules operculées	Humidité moyenne	66	0,480	4,373	0,000	78	-0,117	-1,031	0,306
	Point de rosée moyen	66	0,277	2,303	0,025	78	-0,259	-2,341	0,022
	Précipitations moyennes	66	0,472	4,286	0,000	78	0,167	1,478	0,144
	Températures moyennes	66	0,054	0,430	0,669	78	-0,200	-1,776	0,080
Mortalité	Humidité moyenne	66	0,129	1,044	0,300	78	0,235	2,104	0,039
	Point de rosée moyen	66	-0,465	-4,206	0,000	78	0,355	3,306	0,001
	Précipitations moyennes	66	0,206	1,684	0,097	78	0,239	2,149	0,035
	Températures moyennes	66	-0,504	-4,662	0,000	78	0,294	2,678	0,009
Poids des récoltes de miel	Humidité moyenne	66	-0,330	-2,793	0,007	78	0,076	0,667	0,507
	Point de rosée moyen	66	0,350	2,985	0,004	78	0,320	2,947	0,004
	Précipitations moyennes	66	-0,230	-1,894	0,063	78	0,301	2,750	0,007
	Températures moyennes	66	0,424	3,745	0,000	78	0,243	2,185	0,032
Réserves de pollen	Humidité moyenne	66	-0,169	-1,372	0,175	78	0,031	0,273	0,785
	Point de rosée moyen	66	0,335	2,847	0,006	78	-0,251	-2,261	0,027
	Précipitations moyennes	66	-0,225	-1,851	0,069	78	0,043	0,373	0,710
	Températures moyennes	66	0,376	3,245	0,002	78	-0,390	-3,693	0,000
Pelotes de pollen à la trappe	Humidité moyenne	—	—	—	—	78	-0,085	-0,745	0,458
	Point de rosée moyen	—	—	—	—	78	-0,483	-4,810	0,000
	Précipitations moyennes	—	—	—	—	78	-0,080	-0,702	0,485
	Températures moyennes	—	—	—	—	78	-0,548	-5,713	0,000

Tableau 4 : Influence des conditions climatiques locales sur l’évolution des traits d’histoire de vie des colonies

Comme nous avons pu le voir en début de chapitre (Figure 1 et 116) ainsi que par le biais des AFC (Figure 5), le cycle de développement des colonies est étroitement lié à l’évolution de la saison. Au-delà des saisons, nous constatons une forte influence de certains paramètres climatiques locaux sur l’évolution des traits d’histoire de vie des colonies. Les paramètres observés concernent la température, l’humidité, les précipitations et le point de rosée journalier moyen. Ces derniers ont fait l’objet d’un suivi sur chacun des sites d’étude, durant toute la période d’activité des colonies, en 2010 et en 2011 (Annexe 31 et Annexe 32).

D’après les résultats du test par rang R de Spearman, ces derniers semblent étroitement corrélés avec la majorité des variables liées aux colonies, en 2010 comme en 2011 (Tableau 4). Les paramètres climatiques influencent donc fortement l’évolution des traits d’histoire de vie tout au long de la saison.

a)

	Années	Variables climatiques	N	ddl	Valeur de décision H	p-value
Différences inter-sites	2010	temp moy	66	5	0,94	0,966
		temp min	66	5	0,48	0,992
		temp max	66	5	3,26	0,659
		hum moy	66	5	4,12	0,531
		hum min	66	5	3,514	0,621
		hum max	66	5	3,69	0,594
		précipitations moy	66	5	3,02	0,696
		point de rosée	66	5	0,286	0,997
	2011	temp moy	78	5	3,31	0,652
		temp min	78	5	3,05	0,691
		temp max	78	5	7,33	0,197
		hum moy	78	5	11,42	0,043
		hum min	78	5	9,85	0,079
		hum max	78	5	11,27	0,46
		précipitations moy	78	5	2,18	0,82
		point de rosée	78	5	2,83	0,725

Test de Kruskal-Wallis

b)

	Variables climatiques	N Actif (2010)	N Actif (2011)	Z	niv. p	Z ajusté	niv. p
Différences inter-années	temp moy	66	78	0,116	0,907	0,116	0,907
	temp min	66	78	0,120	0,904	0,120	0,904
	temp max	66	78	0,804	0,421	0,804	0,421
	hum moy	66	78	-1,199	0,231	-1,199	0,231
	hum min	66	78	-1,929	0,054	-1,929	0,054
	hum max	66	78	-0,974	0,330	-0,974	0,330
	precipitations moy	66	78	-1,097	0,273	-1,097	0,273
	point de rosée	66	78	-0,196	0,844	-0,196	0,844

Test U de Mann-Whitney

Tableau 5 : Étude des variations climatiques entre les sites et entre les années

Malgré ces tendances, l’étude des variations climatiques locales entre les sites (Tableau 5.a) et les années (Tableau 5.b) ne permet pas d’observer de différences significatives. Seule l’humidité moyenne connaît d’importantes différences au niveau inter-sites pour l’année 2011 (Tableau 5.a). Ces tendances confirment :

- l’homogénéité des conditions climatiques entre les sites, évoquée au chapitre méthodologie ;
- l’influence du contexte paysager (hors paramètres climatiques) sur l’évolution des traits d’histoire de vie des colonies.

6.3.2. Impacts de l'organisation spatiale de la composante ligneuse

L'objet central de notre recherche portant sur le rôle de la composante ligneuse, nous avons choisi de nous intéresser non pas à l'influence de l'ensemble des paramètres paysagers, mais bien des seuls ligneux. Pour ce faire, nous avons mobilisés le test de corrélation par rang de Spearman. Les effets de cette composante sur l'évolution des THV des colonies ont été testés à travers deux aspects : la surface de recouvrement exprimée en hectares et la configuration spatiale associée.

L'analyse paysagère réalisée au cours du chapitre 3 nous a permis de constater des différences inter-sites significatives en terme de surface de recouvrement de la composante ligneuse, à l'échelle des anneaux et non à l'échelle globale. La dimension spatiale retenue pour les tests concerne donc uniquement l'approche par anneaux concentriques. Concernant les indicateurs de structure, seuls ceux ayant permis d'observer des différences inter-sites significatives ont été retenus, à savoir : PD, ED, AREA MN, FRAC MN, IJI, SIDI et AI. Du point de vue des colonies, seules les variables permettant de caractériser la dynamique de ponte et de butinage ont été retenues.

Les résultats des tests (Tableau 6) nous permettent de constater une forte influence des surfaces de recouvrement et de l'arrangement spatial de la composante ligneuse sur l'évolution des THV des colonies. Cette influence a été observée pour chacun des anneaux situés entre 0 et 3 500 m à partir du rucher. Afin de simplifier l'analyse, seuls les deux premiers compris entre 0 et 1 000 m ont été retenus. Les répercussions de la composante ligneuse sur les THV connaissent des variations plus importantes entre les années plutôt qu'entre les anneaux observés au cours d'une même année.

En 2010, les variables les plus fortement corrélées aux ligneux entre 0 à 500 m et 500 à 1 000 m concernent principalement le nombre de cellules de couvain ouvrières notamment operculées, les réserves de pollen et la mortalité observée à l'entrée des ruches.

a)

2010		0 - 500 m							
Paramètres paysagers (N = 66)		cellules ouvrières	cellules mâles	poids des réserves de miel (kg)	cellules œufs	cellules larves	cellules operculées	réserves de pollen	mortalité
Composante ligneuse	Surface	0,022 (+)	0,420	0,436	0,186	0,225	0,037 (+)	0,265	0,569
	Fragmentation (PD)	0,004 (-)	0,529	0,572	0,125	0,089	0,007 (-)	0,030 (-)	0,049 (+)
	Lisière (ED)	0,641	0,488	0,142	0,901	0,671	0,360	0,008 (-)	0,017 (+)
	Surface moyenne des taches (AREA MN)	0,004 (+)	0,529	0,572	0,125	0,089	0,007 (+)	0,030 (+)	0,049 (-)
	Complexité moyenne des taches (FRAC MN)	0,665	0,848	0,067	0,838	0,768	0,297	0,007 (-)	0,545
	Entremêlement (UI)	0,377	0,369	0,665	0,878	0,628	0,769	0,527	0,001 (+)
	Diversité (SIDI)	0,030 (-)	0,930	0,296	0,273	0,157	0,026 (-)	0,009 (-)	0,001 (+)
	Agrégation (AI)	0,033 (+)	0,679	0,160	0,310	0,200	0,018 (+)	0,008 (+)	0,137

2010		500 - 1000 m							
Paramètres paysagers (N = 66)		cellules ouvrières	cellules mâles	poids des réserves de miel (kg)	cellules œufs	cellules larves	cellules operculées	réserves de pollen	mortalité
Composante ligneuse	Surface	0,022 (+)	0,420	0,436	0,186	0,225	0,037 (+)	0,265	0,569
	Fragmentation (PD)	0,004 (-)	0,529	0,572	0,125	0,089	0,007 (-)	0,030 (-)	0,049 (+)
	Lisière (ED)	0,334	0,641	0,159	0,853	0,947	0,733	0,033 (-)	0,078
	Surface moyenne des taches (AREA MN)	0,004 (+)	0,529	0,572	0,125	0,089	0,007 (+)	0,030 (+)	0,049 (-)
	Complexité moyenne des taches (FRAC MN)	0,022 (-)	0,420	0,436	0,186	0,225	0,037 (-)	0,265	0,569
	Entremêlement (UI)	0,310	0,146	0,878	0,283	0,474	0,170	0,834	0,072
	Diversité (SIDI)	0,294	0,811	0,262	0,447	0,557	0,373	0,656	0,025 (+)
	Agrégation (AI)	0,022 (+)	0,420	0,436	0,186	0,225	0,037 (+)	0,265	0,569

Test de corrélation R de Spearman

b)

2011		0 - 500 m									
Paramètres paysagers (N = 78)		cellules ouvrières	cellules mâles	poids des réserves de miel (kg)	pelotes de pollen (g/24 h)	cellules œufs	cellules larves	cellules operculées	réserves de pollen	mortalité	population adulte
Composante ligneuse	Surface	0,939	0,997	0,003 (+)	0,494	0,567	0,660	0,797	0,000 (+)	0,943	0,158
	Fragmentation (PD)	0,185	0,539	0,003 (-)	0,287	0,970	0,961	0,164	0,001 (-)	0,015 (-)	0,000 (-)
	Lisière (ED)	0,402	0,023 (-)	0,129	0,536	0,423	0,998	0,885	0,805	0,000 (-)	0,506
	Surface moyenne des taches (AREA MN)	0,185	0,539	0,003 (+)	0,287	0,970	0,961	0,164	0,001 (+)	0,015 (+)	0,000 (+)
	Complexité moyenne des taches (FRAC MN)	0,287	0,132	0,151	0,467	0,388	0,990	0,636	0,657	0,000 (-)	0,908
	Entremêlement (UI)	0,392	0,183	0,540	0,010 (-)	0,882	0,924	0,479	0,705	0,034 (-)	0,013 (-)
	Diversité (SIDI)	0,854	0,064	0,002 (-)	0,195	0,605	0,895	0,537	0,046 (-)	0,004 (-)	0,007 (-)
	Agrégation (AI)	0,966	0,272	0,003 (+)	0,955	0,563	0,887	0,773	0,006 (+)	0,007 (+)	0,061

2011		500 - 1000 m									
Paramètres paysagers (N = 78)		cellules ouvrières	cellules mâles	poids des réserves de miel (kg)	pelotes de pollen (g/24 h)	cellules œufs	cellules larves	cellules operculées	réserves de pollen	mortalité	population adulte
Composante ligneuse	Surface	0,939	0,997	0,003 (+)	0,494	0,567	0,567	0,797	0,000 (+)	0,943	0,158
	Fragmentation (PD)	0,185	0,539	0,003 (-)	0,287	0,970	0,970	0,164	0,001 (-)	0,015 (-)	0,000 (-)
	Lisière (ED)	0,222	0,027 (-)	0,638	0,755	0,973	0,973	0,766	0,088	0,072	0,364
	Surface moyenne des taches (AREA MN)	0,185	0,539	0,003 (+)	0,287	0,970	0,970	0,164	0,001 (+)	0,015 (+)	0,000 (+)
	Complexité moyenne des taches (FRAC MN)	0,939	0,997	0,003 (-)	0,494	0,567	0,567	0,797	0,000 (-)	0,943	0,158
	Entremêlement (UI)	0,414	0,183	0,410	0,246	0,471	0,471	0,352	0,012 (+)	0,239	0,621
	Diversité (SIDI)	0,015 (+)	0,182	0,001 (-)	0,391	0,091	0,091	0,017 (+)	0,087	0,097	0,455
	Agrégation (AI)	0,939	0,997	0,003 (+)	0,494	0,567	0,567	0,797	0,000 (+)	0,943	0,158

Test de corrélation R de Spearman

Tableau 6 : Étude de l’influence de la composante ligneuse sur l’évolution des THV des colonies à différentes distances des ruchers, en 2010 (a) et en 2011 (b). Seul le niveau de significativité du test (valeur p) a été présenté dans les tableaux ci-dessus. Les valeurs apparaissant en gras indiquent une corrélation significative. Le symbole associé indique le sens de cette corrélation, positif (+) ou négatif (-). Le seuil de significativité a été à $p \leq 0,05 \%$.

En 2011, les corrélations observées entre 0 - 500 m et 500 - 1 000 m sont davantage associées aux réserves de miel et de pollen stockées, à la mortalité et à la taille de la population adulte.

Au cours de la première année d'expérimentation (2010), nous constatons une influence positive de la surface totale de ligneux, de la surface moyenne des taches associées et de leur niveau d'agrégation entre 0 et 500 m sur le développement du couvain ouvrière et les quantités de cellules operculées (Tableau 6.a). À l'inverse, plus cette composante est fragmentée et diversifiée, plus les colonies ont des surfaces de couvain restreintes. Entre 500 et 1 000 m nous pouvons constater les mêmes types de tendances. On remarque par ailleurs que l'indice de complexité de la forme des taches de ligneux est négativement corrélé avec la dynamique de ponte des colonies, contrairement à la diversité dont les effets observés entre 0 et 500 m ne semblent pas persister.

Parallèlement, entre 0 et 500 m, la fragmentation, la densité de lisière, la complexité et la diversité de la forme des taches sont corrélées négativement avec l'évolution des réserves de pollen. Les colonies situées dans un contexte paysager au sein duquel la composante ligneuse est fragmentée et les taches associées sont de formes complexes, disposent de réserves de pollen moins importantes que celles situées dans un contexte où les taches de ligneux sont agrégées et de taille importante. Les mêmes tendances s'observent entre 500 et 1 000 m à l'exception de l'agrégation des taches et de la diversité dont les liens ne sont plus observés. Enfin, entre 0 et 500 m, plus la composante ligneuse est fragmentée, diversifiée, entremêlée et la densité de lisière importante, plus le niveau de mortalité observé à l'entrée des colonies est élevé. À l'inverse, plus la surface moyenne des taches de ligneux augmente, plus la mortalité est faible. Ces tendances s'observent également entre 500 et 1 000 m excepté en ce qui concerne la densité de lisière et à l'entremêlement dont les corrélations n'apparaissent plus.

Les tendances observées en 2011 varient quelque peu (Tableau 6.b). Nous constatons qu'entre 0 et 500 m, plus la surface totale des ligneux, la surface moyenne des taches associées et leur niveau d'agrégation sont importants, plus les réserves de miel et de pollen observées dans les colonies sont élevées. À

l’inverse, les ruches situées dans un contexte paysager au sein duquel la composante ligneuse apparaît très fragmentée, et diversifiée, se caractérisent par un niveau de réserves plus faible. Ces tendances se confirment entre 500 et 1 000 m. Quelques nuances sont toutefois à souligner. Nous constatons notamment une corrélation négative entre la complexité des taches de ligneux et les quantités de miel et de pollen stockées par les colonies. Le lien observé avec l’indice de diversité ne se confirme pas entre 500 et 1 000 m. L’entremêlement des taches de ligneux est corrélé positivement aux réserves alimentaires (pollen et miel) mais négativement aux quantités de pelotes de pollen collectées sur 24 h. Cette dernière tendance ne s’observe pas entre 500 et 1 000 m.

Concernant la dynamique de ponte, l’influence des ligneux semble relativement restreinte en 2011 contrairement à 2010. Entre 0 et 500 m comme entre 500 et 1 000 m, nous constatons que les colonies situées dans un contexte paysager comportant une forte densité de lisière se caractérisent par un nombre de cellules mâles et des quantités de couvain operculé, réduits. Cette tendance semble inversée uniquement entre 500 et 1 000 m dans les contextes paysagers comportant une composante ligneuse diversifiée.

Au-delà des réserves, nous constatons que les colonies situées à proximité immédiate d’importantes surfaces de ligneux se caractérisent par une population adulte très développée. La fragmentation, l’entremêlement et la diversité sont à l’inverse corrélés négativement avec la taille de cette même population. Les mêmes tendances s’observent entre 500 et 1 000 m excepté en ce qui concerne l’entremêlement et la diversité dont les liens ne sont plus constatés.

Enfin, les colonies - dont la composante ligneuse située à proximité immédiate (entre 0 et 500 m) est très fragmentée, la densité de lisières élevée, les taches de formes complexes et très diversifiées - ont un taux de mortalité à la ruche moins important que celles situées à proximité d’importantes surfaces de ligneux très agrégées. Entre 500 et 1 000 m seules les corrélations observées pour la fragmentation et les surfaces de ligneux se maintiennent.

Finalement, en contexte paysager agricole gersoïs, ces tendances traduisent un lien important entre l’évolution des traits d’histoire de vie des colonies et

l'organisation de la composante ligneuse. Bien que ce lien varie fortement selon les années, les distances au rucher et la nature des variables considérées, certaines tendances fortes émergent. Les colonies situées à proximité immédiate d'importantes surfaces de ligneux, très agrégées, peu fragmentées, peu diversifiées, de formes simples et entremêlées, se caractérisent par un fort développement des surfaces de couvain, d'importantes quantités de réserves de miel et de pollen et une population adulte conséquente. Seul le niveau de mortalité semble suivre des tendances inverses entre les deux années d'observation.

Nous pouvons donc confirmer la présence d'effets liés au contexte paysager mais également à l'organisation spatiale de la composante ligneuse, sur l'évolution des traits d'histoire de vie des colonies.

6.4. Discussion

L'objectif de ce chapitre consistait :

- à caractériser le cycle de développement des colonies en contexte paysager agricole gersoïs ;
- à voir si des profils biodémographiques spécifiques aux différents types de mosaïques paysagères apparaissent, traduisant des formes d'adaptation différenciées des colonies ;
- enfin, à appréhender le rôle de la composante ligneuse sur l'évolution des traits d'histoire de vie des colonies.

Les résultats issus de cette approche nous ont permis de répondre à notre dernière hypothèse de travail, celle-ci consistant à présupposer qu'une forte présence de ligneux à proximité des colonies permet un accès à d'importantes ressources de pollen et de nectar et favorise leur dynamique de développement tout au long de la saison y compris en période de disette.

L'originalité de cette approche réside dans le suivi des traits d'histoire de vie des colonies réalisé à grande échelle spatiale durant deux années consécutives. À notre connaissance, à l'heure actuelle, seul le dispositif ECOBEE mis en place par l'INRA en zone de céréaliculture intensive dans l'ouest de la France propose

un tel protocole d’observation (Odoux *et al.*, 2014 ; Requier, 2013). Les systèmes similaires mis en place à une échelle nationale comme en Allemagne, permettent le suivi d’un moins grand nombre de variables, avec une fréquence d’observation moins élevée (Genersh *et al.*, 2010).

6.4.1. Un développement fortement conditionné par la disponibilité des ressources trophiques

Les résultats issus de cette recherche montrent une très forte influence de la disponibilité spatio-temporelle des ressources trophiques sur le développement des colonies et plus spécifiquement du couvain, tout au long de la saison. Ces tendances ont été observées sur le terrain par Requier (2013), Odoux *et al.* (2014) ou encore par Russell *et al.* (2013) à l’aide d’un modèle de simulation. Nos observations confirment également la présence de deux périodes de disette situées en dehors des floraisons du colza et du tournesol, comme cela a été souligné par Requier (*op. cit.*) en zone de céréaliculture intensive. Cette tendance rend compte de l’étroite dépendance des colonies aux surfaces cultivées et principalement à deux types de cultures. Parallèlement, nous avons pu constater que la première période de disette concorde avec le niveau de développement maximal des colonies atteint au cours de la saison (Requier, *op. cit.*). Cette période de disette se traduit par une raréfaction des ressources nectarifères et pollinifères disponibles en quantité dans le paysage (Odoux *et al.*, 2012) et entraîne une chute des réserves de miel et de pollen dans les colonies, alors fortement mobilisées (Odoux *et al.*, 2014). La baisse des quantités de pelotes de pollen collectées se traduit par une réduction immédiate de l’activité de ponte (Imdorf *et al.*, 1998 ; Requier, *op. cit.*). Ce constat nous amène à supposer une consommation immédiate des pelotes, couplée à une insuffisance des réserves observées dans les ruches pour permettre une compensation de la disette. Selon Jeffree et Allen (1975), les réserves ne dépassent guère plus d’un kilo, l’espace de la ruche étant prioritairement destiné à l’accumulation de nectar et au développement du couvain. D’après Brodschneider et Crailsheim (2010) ou Keller *et al.* (2005a ; 2005b), le pollen est donc collecté à « flux-tendu » ; une très forte pénurie pouvant engendrer une réduction des quantités allouées aux jeunes larves (Schmickl et Crailsheim, 2002), voire induire des comportements cannibales en cas d’une impossibilité de collecte prolongée (Schmickl et

Crailsheim, 2001). Une absence totale de protéines aboutit à un arrêt de l’élevage et à un très grand risque d’effondrement de la population (Blaschon et Crailsheim, 2001). Concernant les ressources nectarifères, « transformées » en miel, elles constituent la première source de glucides pour la colonie. La population adulte très dépendante de celle-ci ne peut survivre longtemps en son absence (Kunert et Crailsheim, 1988).

Le rôle central des ressources polliniques et nectarifères dans la dynamique de développement des colonies est confirmé par les résultats de l’AFC. La distribution des individus en fonction de leurs THVest structurée autour de trois axes correspondant à l’activité de ponte, à l’état des réserves alimentaires et à la disponibilité des ressources trophiques dans le paysage, tout au long de la saison (Figure 5). La variabilité spatio-temporelle des ressources disponibles se traduit au niveau des colonies par la mise en place de stratégies d’adaptation différenciées au cours des différentes phénophases. Ces stratégies varient en fonction des besoins, de la vigueur des colonies, (Russell *et al.*, 2013) mais aussi du type de mosaïque paysagère (Steffan-Dewenter et Kuhn, 2003).

6.4.2. Impacts du gradient de fermeture des mosaïques paysagères sur l’adaptation des THV des colonies

L’effet du contexte paysager sur l’évolution des traits d’histoire de vie des colonies est relativement contrasté entre les deux années d’expérimentation. La première année permet de constater de faibles différences entre les trois types de mosaïques paysagères. Ces différences se concentrent uniquement sur les périodes estivales et estivo-automnales. On note une meilleure dynamique de développement des colonies au sein des mosaïques paysagères intermédiaires (PI) et fermées (PF). Toutefois, ces améliorations ne s’observent que sur certaines variables et de façon ponctuelle au cours de la saison. Elles se caractérisent notamment par une plus faible mortalité à la ruche, une bonne reprise de ponte après la première période de disette, un développement du couvain ouvrière plus important en période estivo-automnale (excepté lors de la dernière semaine d’observation). Ces tendances se confirment et s’accroissent en 2011 notamment au sein des mosaïques paysagères fermées. Les colonies y disposent de réserves de miel et de pollen bien supérieures à celles observées en contexte paysager

ouvert, notamment au cours des deux périodes de disette. Elles paraissent donc moins sujettes à la fluctuation des ressources alimentaires disponibles dans le paysage. Les plus faibles taux de mortalité tout au long de la saison, la taille supérieure de la population adulte constatée en période prévernale et estivale, ainsi que les plus grandes quantités d’œufs produits en fin de saison, nous laissent supposer une meilleure résilience des colonies situées en contexte paysager fermé (PF), face aux fluctuations de la ressource. À l’inverse, la forte activité de collecte de pollen constatée en contexte paysager ouvert (PO) juste après la première période de disette, nous laisse supposer le besoin des colonies de répondre à un manque crucial de ressources nécessaires au développement du couvain (Brodschneider et Crailsheim, 2010 ; Requier, 2013). De même, la forte concentration de cellules mâles observée à mois de juillet, traduit selon Requier (*op.cit.*) un mécanisme de survie visant à augmenter la dispersion du bagage génétique, en réponse à la pénurie de pollen. Cette tendance s’observe également sur les sites fermés (PF). Toutefois les fortes concentrations de réserves de miel et de pollen, nous laissent supposer un impact moindre des périodes de disette sur leur dynamique de développement, soit une meilleure disposition des mosaïques paysagères fermées pour répondre aux besoins alimentaires des colonies.

À l’heure actuelle, peu de travaux permettent de confirmer nos résultats. Toutefois, l’étude réalisée par Steffan-Dewenter et Kuhn (2003) confirme une adaptation différenciée de l’activité de butinage en fonction du gradient de complexité du paysage. Les résultats indiquent notamment une réduction des distances parcourues pour la collecte de pollen au sein des structures complexes caractérisées par une forte présence de ligneux (28 %). Ces tendances s’avèrent particulièrement marquées en période de disette.

6.4.3. L’importance de l’organisation spatiale de la composante ligneuse sur la dynamique de développement des colonies

Les améliorations constatées quant à l’évolution des traits d’histoire de vie des colonies en contexte paysager fermé confirment le rôle positif de la composante ligneuse. Ce rôle est toutefois à nuancer. Nos résultats montrent des répercussions différentes de cette composante selon son arrangement spatial, sa distance au rucher et les traits de vie considérés. D’importantes surfaces de

ligneux, très agrégées, peu fragmentées, peu diversifiées, de formes simples et entremêlées, ainsi qu’une faible densité de lisière à proximité du rucher (entre 0 et 500 m) se traduisent par d’importantes surfaces de couvain, de quantités de réserves de miel et de pollen ainsi qu’une population adulte conséquente. Les tendances s’inversent lorsque cette même composante est très découpée en petites unités. Bien que les améliorations observées entre les deux années ne concernent pas le même type de trait de vie, excepté en ce qui concerne les réserves de pollen, les résultats corroborent. Ces tendances nous laissent supposer qu’une forte concentration spatiale de ligneux à proximité des colonies permet aux butineuses d’amoindrir les distances à parcourir pour la collecte de pollen et de nectar notamment en période de disette (Steffan-Dewenter et Kuhn, 2003). Nous supposons également que cette forte concentration, permet aux colonies:

- de répondre plus facilement au critère de profitabilité énergétique (Seeley, 1986 ; 1991 ; 1995) ;
- d’accéder à d’importantes quantités de pollen et de nectar au printemps (période prévernale), (Rollin *et al.*, 2013) facilitant le démarrage du couvain ;
- de mieux réguler les besoins en pollen tout au long de la saison notamment en période de disette (Requier, 2013) ;
- d’accéder à d’importantes quantités de lierre (*Hedera helix*) en fin de saison, permettant de reconstituer une partie des réserves nécessaires à la période d’hivernage (Odoux *et al.*, 2012 ; Garbuzov et Ratnieks, 2014).

Contrairement à ce qui était attendu, une densité de lisière élevée ne semble pas favoriser le développement des colonies. Nous supposons que cette densité est le reflet d’une forte fragmentation. Or nombre de travaux ont démontré un impact négatif de la fragmentation des habitats semi-naturels pérennes sur le maintien des pollinisateurs (Ricketts *et al.*, 2008 ; Le Féon, 2010) voire plus largement sur la biodiversité faunistique et floristique (Burel *et al.*, 2008). Selon Flather et Bevers (2002), les effets de la fragmentation ne sont apparents que si l’habitat favorable est peu présent dans le paysage, soit inférieur à un seuil de 20-30 %.

Nos sites d’étude étant situés en deçà de ce seuil, nous pouvons supposer qu’une trop forte fragmentation des ligneux amoindrit leur rôle positif pour les colonies.

Enfin, parmi l’ensemble des corrélations observées entre les traits de vie et l’organisation spatiale de la composante ligneuse, seul l’indice de mortalité suit des tendances contradictoires entre les deux années d’expérimentation. Cette contradiction confirme le rôle de paramètres complémentaires importants dans l’explication des taux de mortalité observés en contexte paysager agricole. Ces paramètres concernent notamment l’impact des produits phytosanitaires, la présence de pathogènes, de parasites, etc. (Henry *et al.*, 2012.a ; 2012.b ; Pettis *et al.*, 2012 ; Van Engesldorp et Meixner, 2010).

In-fine, bien que la composante ligneuse ne permette pas d’observer de différences très tranchées quant à la dynamique de développement des colonies, les résultats obtenus soulignent le rôle positif voire stratégique de celle-ci à certaines périodes clés de la saison. Ces tendances posent la question des seuils de ligneux nécessaires en milieu agricole, pour permettre une nette amélioration de la dynamique de développement des colonies, nécessitant des études complémentaires.

Conclusion

L’étude des traits d’histoire de vie des colonies d’abeilles domestiques en contexte paysager agricole confirme la forte dépendance de leur cycle de développement au rythme des saisons. Elle montre également la présence de deux périodes de disette situées en dehors des phases de floraison du colza et du tournesol. Ces périodes se traduisent par une très forte diminution des ressources disponibles à l’échelle paysagère et par des répercussions négatives sur la dynamique de développement des colonies (chute du couvain).

Les fluctuations de la ressource tout au long de la saison génèrent des modes d’adaptation différenciés des traits d’histoire de vie en fonction des types de structures paysagères. Les mosaïques fermées semblent les mieux adaptées. Elles permettent d’amoindrir les effets induits par les périodes de disette notamment en favorisant un apport régulier de ressources polliniques nécessaires au

développement du couvain, de soutenir la dynamique des colonies tout au long de la saison et finalement d’améliorer leur résilience.

Ces tendances confirment l’importance du rôle des ligneux dans l’apport de ressources trophiques en contexte agricole. Toutefois, leurs bénéfices sont amoindris lorsque la fragmentation, la diversité, la complexité de la forme des taches et la densité de lisière augmentent.

Conclusion de la troisième partie

Au cours de cette troisième et dernière partie, nous avons cherché à étudier les formes d'adaptation des colonies en réponse aux différents types de mosaïques paysagères étudiés.

Pour ce faire, nous avons appréhendé :

- les stratégies de butinage mises en œuvre tout au long de la saison pour la collecte de nectar, notamment en période de disette ;
- les répercussions de ces stratégies sur la dynamique de développement des colonies.

Les résultats obtenus nous ont permis de constater le rôle prépondérant de la composante ligneuse dans l'apport de ressources nectarifères en complément des cultures. Ce rôle s'avère particulièrement important en début de saison parallèlement à la floraison du colza, ainsi que durant la première période de disette ou phase vernale. Les résultats ont été observés sur chacune des mosaïques paysagères étudiées, excepté durant la seconde partie de la première phase de disette. Au cours de celle-ci, seules les colonies situées au sein des structures paysagères fermées ont pu bénéficier de ressources nectarifères ligneuses en grande quantité.

L'étude des traits d'histoire de vie nous a permis:

- de confirmer la présence de deux périodes de disette en milieu agricole gersoïs ;
- de constater leurs effets négatifs sur la dynamique de développement des colonies ;
- d'observer des formes d'adaptation différenciées des traits de vie tout au long de la saison mais également en fonction des types de structures paysagères ;
- de constater une meilleure résilience des colonies situées au sein des mosaïques paysagères fermées, du fait d'une moindre sensibilité aux périodes de disette ;

- et enfin, de nuancer les effets positifs de la composante ligneuse sur l'évolution des traits d'histoire de vie des colonies, en fonction de leur configuration spatiale.

Au vu des résultats obtenus, cette troisième partie nous permet de confirmer les deux dernières hypothèses, à savoir que, plus la composante ligneuse est présente à l'échelle de la mosaïque paysagère, plus celle-ci :

- est mobilisée, notamment en période de disette ;
- permet aux colonies d'accéder à une importante quantité de ressources nectarifères et pollinifères tout au long de la saison (approche quantitative) ;
- et plus elle permet une évolution régulière, dynamique et une meilleure résilience des colonies.

Conclusion générale

« C'est seulement en comprenant notre environnement et comment il fonctionne que nous pourrons prendre les décisions nécessaires pour le protéger. C'est seulement en estimant à leur juste valeur l'ensemble de nos précieuses ressources naturelles et humaines que nous pouvons espérer bâtir un futur durable » (Kofi Annan, in Barbault, 2008).

• Synthèse des principaux résultats

L'objectif de ce travail de recherche visait à comprendre le rôle de la composante ligneuse au regard des autres éléments paysagers dans l'apport de ressources trophiques aux colonies d'abeilles domestiques (*Apis Mellifera L.*), et ses répercussions sur l'évolution de leurs traits d'histoire de vie.

L'approche paysagère mise en œuvre nous a amené, pour chacun des sites échantillon, à identifier à partir des bases de données exogènes les composantes ou sous-unités fonctionnelles d'intérêt nectarifère et ou pollinifère, et à appréhender leur configuration spatiale. Les résultats obtenus indiquent la présence de trois grands types de sous-unités d'intérêt pour les colonies : la composante ligneuse, les surfaces cultivées et prairiales, ainsi que les espaces verts non agricoles. L'analyse de la configuration spatiale de ces sous-unités, par le biais de métriques paysagères, rend compte d'une meilleure disposition des mosaïques fermées pour répondre aux besoins alimentaires des colonies tout au long de la saison. Ces dernières se caractérisent par des taches de zones ressources de grande taille, agrégées, moyennement entremêlées, peu fragmentées et peu diversifiées.

Parallèlement, par le biais d'un inventaire floristique, nous avons identifié les principaux faciès de ressources trophiques disponibles au sein de chacune de ces

sous-unités. Les résultats font état de la présence d'une importante diversité d'espèces sauvages d'intérêt nectarifère et pollinifère en contexte paysager agricole gersoïs. Le nombre maximal d'espèces en fleur correspond à la première période de disette auxquelles sont confrontées les colonies. Le développement et la répartition spatiale de ces espèces apparaissent fortement contraints par le niveau d'anthropisation des milieux et le degré d'humidité édaphique. Les ligneux constituent la seule sous-unité fonctionnelle qui permette un apport conséquent et pérenne de ressources floristiques complémentaires voire alternatives aux cultures, tout au long de la saison, et suffisamment concentré dans l'espace pour que les butineuses puissent répondre au critère de rentabilité énergétique (Seeley, 1995). Nous avons constaté en particulier le rôle déterminant de la ronce (*Rubus sp.*) au cours de la première période de disette, et du lierre (*Hedera helix*) en fin de saison. Parmi la composante ligneuse, les faciès mésohydriques à hygrophiles, tels que les ripisylves, jouent un rôle important dans l'apport de ressources trophiques notamment en terme de diversité, rarement souligné dans la littérature scientifique. Le croisement des approches exogènes et endogènes par le biais du calcul d'un indicateur de Potentiel de Production de Miel confirme ces résultats en soulignant la prédominance du PPM de mosaïques paysagères fermées (PF) tout au long de la saison.

Parallèlement, l'étude des stratégies de butinage mises en œuvre pour la collecte de nectar indique une mobilisation prédominante des ressources associées à la composante ligneuse et plus particulièrement aux haies, bois et ripisylves, ainsi qu'aux surfaces cultivées. Parmi ces dernières, on constate une mobilisation importante du colza (*Brassica napus*) et du tournesol (*Helianthus annuus*) qui constituent l'essentiel des réserves de nectar sur l'ensemble de la saison. Ces tendances s'observent quel que soit le type de structure paysagère. Le tournesol est la dernière ressource importante mobilisée en fin de saison et représente l'essentiel des réserves de miel stockées pour la période d'hivernage. Les ligneux occupent une place complémentaire aux cultures, particulièrement en début de saison, y compris durant la pleine floraison du colza. Les espèces associées aux faciès ligneux mésohydriques à hygrophiles, comme le saule *Salix sp.* en période prévernale et les *Rosaceae* en début de période vernale, dont nombre de fruitiers,

sont particulièrement recherchées. La diversité des espèces mobilisées ne varie pas de manière significative entre les sites. Cependant on note une forte mobilisation de la ronce (*Rubus sp.*) et du trèfle (*Trifolium sp.*) au sein des structures paysagères fermées durant la première période de disette, permettant la constitution de miel toutes fleurs. Sur les sites intermédiaires (PI) et ouverts (PO), les colonies se voient contraintes de mobiliser des ressources réputées de moins bonne qualité tel que le miellat.

Enfin, parallèlement à l'étude des stratégies de butinage, l'analyse des traits d'histoire de vie des colonies nous a permis de confirmer la présence de deux périodes de disette en contexte paysager agricole gersois, situées en dehors des phases de floraison du colza (*Brassica napus*) et du tournesol (*Helianthus annuus*). La première période concorde avec le niveau de développement maximal des colonies atteint au cours de la saison, induisant un effet accru du manque de ressources disponibles. Corrélée avec une baisse importante des quantités de pelotes de pollen collectées, cette disette se traduit par une réduction immédiate de l'activité de ponte des colonies. La fluctuation des ressources les plus concentrées dans l'espace traduit une dépendance accrue des colonies aux surfaces cultivées, mais aussi une très grande instabilité paysagère, tout au long de la saison. Cette instabilité génère des modes d'adaptation différenciés des traits d'histoire de vie en fonction des phénophases et des types de structures paysagères. Nos résultats montrent notamment une meilleure dynamique de développement des colonies situées en contexte paysager fermé (PF) et intermédiaire (PI). Ces améliorations se traduisent par une plus faible mortalité à la ruche, des réserves de miel et de pollen plus importantes notamment en période de disette, et une meilleure dynamique de ponte. Ces tendances confirment le rôle complémentaire et stratégique des ligneux au regard des surfaces cultivées dans l'apport de ressources trophiques et le maintien de la dynamique de développement des colonies. Toutefois, les répercussions de cette composante diffèrent selon son arrangement spatial, sa distance au rucher et les traits d'histoire de vie considérés. Nous avons constaté une corrélation positive entre les surfaces de couvain, les quantités de réserves de miel, de pollen, la taille de la population et des taches de ligneux très agrégées, de grande taille, peu fragmentées, peu diversifiées, peu complexes à proximité du rucher. Ces

tendances se confirment à de plus grandes distances (3,5 km du rucher). De tels résultats n'ont à notre connaissance jamais été observés pour l'abeille domestique *Apis mellifera* L.

- **Apports de l'étude**

Cette recherche montre que, face à la forte fluctuation spatio-temporelle des ressources trophiques induite par d'importantes disparités paysagères (composition et configuration spatiale), la composante ligneuse joue un rôle tampon. Elle permet l'apport de ressources complémentaires aux cultures, amoindrissant les effets de ces disparités et améliore la résilience des colonies suite aux périodes de disette.

Au-delà, cette étude confirme l'intérêt d'appréhender la problématique de l'abeille domestique, voire plus largement de l'agrobiodiversité par le biais d'une approche paysagère intégrée dite systémique. Cette approche permet de confronter la dynamique des colonies observée en milieu agricole via le suivi des traits d'histoire de vie avec les différentes formes d'organisation des unités et sous-unités fonctionnelles appréhendées par le biais de l'analyse spatiale. *In fine*, elle offre un moyen d'objectiver l'étude des interactions entre l'abeille et l'espace-produit, issu de l'organisation collective de la société et de la nature, et d'expliquer les disparités spatiales observées (Mathevet et Poulin, 2006). Cette objectivation repose sur des méthodes instrumentalisées et reproductibles issues des apports de la statistique notamment dans la définition des stratégies d'échantillonnage. Elle implique l'exploitation systématique des données collectées, par le tri à plat et l'analyse multivariée. La constitution de ces bases de données repose, quant à elle, sur une approche transdisciplinaire indispensable pour permettre une étude intégrée des interactions abeille / paysage. Cette approche transdisciplinaire fait appel à l'écologie du paysage, à la géographie de l'environnement, et à l'écologie fonctionnelle.

- **L'intérêt d'une approche géographique de l'agrobiodiversité**

« Les changements anthropiques qu'ils soient intentionnels ou non participent aux changements de la biodiversité sur le plan génétique, de la distribution géographique et de la taxinomie, ou encore sur le plan des processus écologiques

avec les modifications paysagères » (Mathevet et Poulin, 2006). Notre étude révèle l'ampleur des effets liés à ces changements et montre la nécessité de réfléchir à une organisation des paysages agricoles qui permette de concilier les enjeux de conservation liés à l'abeille domestique et plus largement à l'agrobiodiversité et les enjeux socio-économiques, et politiques. La géographie du paysage par son approche systémique permet d'intégrer tous les espaces, et d'offrir par ses méthodes d'analyse une possibilité de comprendre une plus grande complexité spatiale. Elle est donc bien placée pour répondre aux enjeux liés à l'organisation des paysages agricoles dans une perspective de maintien de l'agrobiodiversité.

- **Les limites de cette étude**

Au-delà des apports de cette étude, plusieurs limites sont à souligner. Le premier aspect se pose en termes de représentativité statistique. La complexité des méthodes mises en œuvre ne nous a pas permis d'échantillonner un nombre de site suffisamment grand pour asseoir nos résultats de manière définitive, ni de réaliser un suivi des colonies sur plus de deux années consécutives. Malgré tout, les tendances observées corroborent les résultats obtenus par Requier *et al.* (2013) ou encore Odoux *et al.* (2014) et éprouvés sur un plus grand nombre de sites et d'années.

Un deuxième aspect concerne le contexte géographique. L'ampleur des méthodes mises en œuvre ne nous a pas non plus permis de réaliser cette étude dans différents contextes paysagers agricoles. Or ces répétitions s'avèrent nécessaires pour permettre une confrontation des tendances observées via une méta-analyse et généraliser les résultats à l'ensemble des structures paysagères agricoles situées en zone tempérée.

Enfin un troisième aspect concerne enfin la non prise en compte des pratiques et des représentations liées aux acteurs locaux pourtant en interaction constante avec les paysages étudiés. Cette dimension a fait l'objet d'un travail à part, sur un échantillon de 40 personnes. Les résultats n'ont cependant pu être intégrés par manque de temps. Il serait pourtant nécessaire pour permettre de compléter l'approche systémique du paysage, d'appréhender les enjeux socio-politiques et économiques en œuvre au sein des paysages agricoles.

- **Perspectives de recherche**

Tel que nous venons de le souligner, afin d'approfondir cette étude et de permettre une analyse de l'ensemble du système paysager, il serait intéressant de réaliser une étude complémentaire des pratiques, des perceptions et des modes de représentation des acteurs locaux, apiculteurs, agriculteurs et politiques. Une telle approche pourrait permettre non seulement de mieux comprendre :

- les enjeux socio-politiques et économiques associés à la gestion des paysages agricoles ;
- la place réservée à l'abeille, à l'agrobiodiversité et à la composante ligneuse ;
- les modes d'utilisation et les quantités de produits phytosanitaires mobilisées tout au long de la saison, en fonction des différentes structures paysagères.

La prise en compte de la dimension sociale couplée à un suivi de l'évolution des traits d'histoire de vie des colonies sur un plus grand nombre de sites pourraient permettre de mieux hiérarchiser les facteurs impliqués dans les pertes et les taux de mortalité observés sur les populations d'abeilles domestiques.

Dans l'immédiat après thèse, la poursuite de cette étude s'inscrit dans le cadre d'un projet post-doctoral d'une durée de deux ans. Ce projet a pour objectif de réaliser une analyse comparée des ressources polliniques mobilisées par les butineuses en contexte paysager agricole gersois avec celles situées en milieu céréalier intensif, sur la Zone Atelier Plaine et Val de Sèvres en Poitou-Charentes (Odoux *et al.*, 2014).

Références bibliographiques

La mise en forme des références bibliographiques est basée sur les normes établies par Hensens, H. (2004). Rédaction de bibliographie : les normes et les usages. Montpellier, France : IRD, 29 p.

1- Ouvrages, articles, rapports

A

ABG (Association Botanique Gersoise). (2009a) *Les Bois et forêts du Gers* [en ligne]. Pavie : ABG, 5 p. Disponible sur : <http://assobotanique32.free.fr/milieus/index.html>. (Consulté le 20 Août 2014).

ABG (Association Botanique Gersoise). (2009b) *Rivières, étangs et zones humides* [en ligne]. Pavie : ABG, 21 p. Disponible sur : <http://assobotanique32.free.fr/milieus/index.html>. (Consulté le 20 Août 2014).

ABG (Association Botanique Gersoise). (version 2011). *Base e flore. Bilan de la flore du Gers* [en ligne]. Disponible sur : <http://www.eflore32.botagora.fr/fr/bilan-de-la-flore-du-gers.aspx>. (Consulté le 26 août 2014).

ADAM (Association de Développement de l'Apiculture en Midi Pyrénées). (2005). *Référentiel technico-économique septembre-décembre 2004*. Auzeville : ADAM, 30 p.

Agreste : Service de la Statistique et de la Prospective. (2010). *Prairies panorama : enquêtes sur les prairies. AGRESTE-Les Dossiers* [en ligne], 8, 53-54. Disponible sur : <http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/file/dossier8>

[prairies.pdf](#)> (Consulté le 27 janvier 2014).

Agreste : Service de la Statistique et de la Prospective. (2012a). Recensement agricole 2010, exploitations de grandes cultures en France métropolitaine : des grandes cultures dans deux tiers des exploitations [en ligne]. *Agreste Primeur*, 283, p.1-8. Disponible sur : <http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/primeur283-3.pdf>> (Consulté le 15 janvier 2014).

Agreste Service de la Statistique et de la Prospective. (2012b). *Résultats – données chiffrées. Recensements agricoles de 1988, 2000 & 2010* [en ligne]. Disponible sur : <http://agreste.agriculture.gouv.fr/recensement-agricole-2010/resultats-donnees-chiffrees/>. (Consulté le 23 juin 2014).

Agreste : Service de la Statistique et de la Prospective. (2013). *Grandes cultures et fourrages. Agreste Conjoncture* [en ligne], 5(10), 1-4. Disponible sur : http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/file/dossier8_prairies.pdf> (Consulté le 15 janvier 2014).

Aizen, MA., Feinsinger, P. (1994). Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in

- Argentine 'Chaco Serano '.
Ecological Applications 4, 378-392.
- Aizen, MA., Garibaldi, LA., Cunningham, SA., Klein, AM. (2008). Long-term global trends in crop yield and production reveal no current pollination shortage but increasing pollinator dependency. *Current Biology*, 18, 1572-1575.
- Aizen, MA., Harder, LD. (2009). The global stock of domesticated honey bees is growing slower than agricultural demand for pollination ? *Current Biology*, 19, 1-4.
- Alaux, C., Brunet, J., Dussaubat, C., Mondet, F., Tchamitchan, S., Cousin, M., Brillard, J., Baldy, A., Belzunces, LP., Le Conte, Y. (2009). Interactions between Nosema microspores and a neonicotinoid weaken honeybees (*Apis mellifera*). *Environmental Microbiology*, 12, 774-782.
- Alaux, C., Ducloz, F., Crauser, D., Le Conte, Y. (2010). Diet effects on honeybee immunocompetence. *Biology Letters*, 6, 562-5.
- Alexandre, F. (coord.), Génin, A. (coord). (2011). *Géographie de la végétation terrestre, modèles hérités, perspectives, concepts et méthodes*. Paris : Armand Colin, 301 p.
- Allen, MD., Jeffree, EP. (1956). The influence of stored pollen and of colony size on the brood rearing of honeybees. *Annals of Applied Biology*, 44, 649-656.
- Allen-Wardell, G., Bernhardt, P., Bitner, R., Burquez, A., Buchmann, S., Cane, J., Cox, PA., Dalton, V., Feinsinger, P., Ingram, M., Inouye, D., Jones, CE., Kennedy, K., Kevan, P., Koopowitz, H., Medellin, R., Medellin-Morales, S., Nabhan, GP. (1998). The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology*, 12 (1), 8-17.
- Alqarni, AS. (2006). Influence of some protein diets on the longevity and some physiological conditions of honeybee *Apis mellifera* L. workers. *Journal of Biological Sciences*, 6, 734-737.
- Alston, DG., Tepedino, VJ., Bradley, BA., Toler, TR., Griswold, TL., Messinger, SM. (2007). Effects of the insecticide Phosmet on solitary bee foraging and nesting in orchards of Capitol Reef National Park, Utah. *Environmental Entomology*, 36, 811-816.
- Altieri, MA. (1999). The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 74, 1-3, p. 19-31.
- Amdam, GV., Hartfelder, K., Norberg, K., Hagen, A., Omholt, SW. (2004). Altered physiology in worker honey bees (Hymenoptera: Apidae) infested with the mite Varroa destructor (Acari: Varroidae): a factor in colony loss during overwintering? *Journal of Economic Entomology*. 97, 741-747.
- Ancelle, T. (2012). *Statistique épidémiologique*. 3^{ème} édition. Paris: Maloine, 308 p. (Sciences fondamentales).
- Andrén, H. (1994). Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscape with different proportions of suitable

- habitat: a review. *Oikos*, 71, 355-366.
- Arthur, AD., Li, J., Henry, S., Cunningham, SA. (2010). Influence of woody vegetation on pollinator densities in oilseed Brassica fields in an Austrian temperate landscape. *Basic and Applied Ecology*, 11, 406-414.
- Ashman, TL., Knight, TM., Steets, JA., Amarasekare, P., Burd, M., Campbell, DR., Dudash, MR., Johnston, MO., Mazer, SJ., Mitchell, RJ., Morgan, MT., Wilson, WG. (2004). Pollen limitation of plant reproduction: Ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology*, 85, 2408-2421.
- Aubertot, JN., Barbier, JM., Carpentier, A., Gril, JJ., Guichard, L., Lucas, P., Savary, S., Savini, I., Voltz, M. (2005). *Pesticides, agriculture et environnement. Réduire l'utilisation des pesticides et limiter leurs impacts environnementaux*. Rapport d'expertise scientifique collective. Paris : INRA - Cemagref, 902 p.
- Aviron, S., Burel, F., Baudry, J., Schermann, N. (2005). Carabid assemblages in agricultural landscapes : impacts of habitat features, landscape context at different spatial scales and farming intensity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 108 (3), 205-217.
- Baessler, C., Klotz, S. (2006). Effects of changes in agricultural land-use on landscape structure and arable weed vegetation over the last 50 years. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 115, 1-4, 43-50. Doi: 10.1016/j.agee.2005.12.007.
- Bailey, S., Requier, F., Nusillard, B., Roberts, SPM., Potts, S., Bouget, C. (2014). Distance from forest edge affects bee pollinators in oilseed rape fields. *Ecology and Evolution*, 4 (4), 370-380.
- Bairoch, P. (1999). *L'agriculture des pays développés, 1800 à nos jours : production, productivité, rendements*. Paris : Economica, 19 p.
- Baldock, D., Hart, K. (2013). *A greener CAP : still within reach ?* London : Institute for European Environmental Policy (IEEP), [en ligne]. London, 7 p. Disponible sur : http://www.ieep.eu/assets/1183/Trilogue_Paper_-_April_2013_Final.pdf (Consulté le 04 février 2014).
- Ballon, P., Guibert, B., Hamard, JP., Guillon, NO., Guillon, NA., Boscardin, Y. (1999). Sensibilité de quelques essences forestières de reboisement à l'abrutissement par le chevreuil (*Capreolus capreolus*). *Revue Forestière Française*, 1, 20-34.
- Baque, Z. (1930). *Le département du Gers : Première partie, géographie physique*. Auch : Cocharaux , 1, 173 p.

B

- Badiou-bénéteau, A., Benneveau, A., Gêret, F., Delatte, H., Becker, N., Brunet, JL., Reynaud, B., Belzunces, LP. (2013). Honeybee biomass as promising tools to monitor

- Barbault, R. (1997). *Biodiversité. Introduction à la biologie de la conservation*. Paris : Hachette, 160 p.
- Barbault, R. (2002). *La biodiversité : un patrimoine menacé, des ressources convoitées et l'essence même de la vie*, Johannesburg 2002. Quels enjeux ? Quelle contribution des scientifiques ? Paris : Ministère des affaires étrangères –adpf, 53-82.
- Barbault, R. (coord.), Lifran, R. (coord.), Doussan, I., Trommetter, M. (2008a). Agriculture et Biodiversité : comment appréhender leurs relations et organiser un bilan des connaissances ? Chapitre liminaire. In Sabbagh, C. (dir.). *Agriculture et Biodiversité : des synergies à valoriser*. Rapport de l'expertise scientifique collective réalisée par l'Inra à la demande du ministère de l'Agriculture et de la Pêche (MAP) et du ministère de l'Écologie, de l'Énergie, du Développement durable et de l'Aménagement du territoire (MEEDDAT). Paris : ESCo, INRA, 60 p.
- Barbault, R. (2008b). *Ecologie générale, structure et fonctionnement de la biosphère*. 6^{ème} ed. Paris : Dunod, 390 p. (Sciences sup).
- Barker, RJ., Lehner, Y. (1974). Acceptance and sustenance value of naturally occurring sugars fed to newly emerged adult workers of honey bees (*Apis mellifera* L.), *Journal of Experimental Zoology*, 187, 277–286.
- Barker, RJ. (1977). Some carbohydrates found in pollen and pollen substitutes are toxic to honey bees. *Journal of Nutrition*, 107, 1859–1862.
- Barker, RJ., Lehner, Y. (1978). Laboratory comparison of high fructose corn syrup, grape syrup, honey, and sucrose syrup as maintenance food for caged honey bees. *Apidologie*, 9, 111–116.
- Bartholdi, JJ., Seeley, TD., Tovey, CA., Vate, JHV. (1993). The pattern and effectiveness of forager allocation among flower patches by honey bee colonies. *Journal of Theoretical Biology*, 160, 23-40.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, CJ., Olesen, JM. (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 99, 9383-9387.
- Bascompte, J., Jordano, P., Olesen, JM. (2006). Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312, 431-433.
- Baudry, J., Bunce, RGH., Burel, F. (2000). Hedgerows : an international perspective on their origin, function, and managment. *Journal of Environmental Management*, 60, 7-22.
- Baudry, J. (Coord.), Jouin, A. (Coord.). (2003). *De la haie aux bocages. Organisation, dynamique et gestion*. Paris : INRA, 435 p.
- Bazin, P., Schumtz, T. (1994). La mise en place de nos bocages en Europe et leur déclin. *Revue Forestière Française*, 46 (n° spécial), 115-118.
- Beekman, M., Ratnieks, FLW. (2000). Long-range foraging by the honey-bee, *Apis mellifera* L. *Functional Ecology*, 14, 490-496.

- Beekman, M., Sumpter, DJT., Seraphides, N., Ratnieks, FLW. (2004). Comparing foraging behaviour of small and large honey-bee colonies by decoding waggle dances made by foragers. *Functional Ecology*, 18, 829-835.
- Béguin, C. (1994). Contribution à la cartographie des potentialités mellifères du Haut-Jura ; exemple de variations spatio-temporelles autour d'un rucher à Chaumont/NE. *Geographica Helvetica*, 3, 115-124.
- Béguin, C., Hegg, O. (2001). Carte des ressources mellifères de la Suisse. *Revue. Suisse d'Apiculture*, 3, 120-128.
- Bellefontaine, R., Petit, S., Pain-Orcet, M., Deleporte, P., Bertault, JG. (2001). *Les arbres hors forêts, vers une meilleure prise en compte*. Rome: FAO, 35, 231 p. (Cahier FAO Conservation).
- Bentabol Manzanares, A., Hernández García, Z., Rodríguez Galdón, B., Rodríguez Rodríguez, E., Díaz Romero, C. (2011). Differentiation of blossom and honeydew honeys using multivariate analysis on the physiochemical parameters and sugar composition. *Food Chemistry Journal*, 126, 664-672
- Benton, TG., Vickery, JA., Wilson, JD. (2003). Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key ? *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 182-188.
- Berthoud, H., Imdorf, A., Haueter, M., Radloff, S., Neumann, P. (2010). Virus infections and winter losses of honey bee colonies (*Apis mellifera*). *Journal of Apicultural Research*, 49, 60-65.
- Bertrand, G. (1968). Paysage et géographie physique globale. Esquisse méthodologique. *Revue Géographique des Pyrénées et du Sud Ouest*, 3, 256-291.
- Beug, HJ. (2004). *Leitfaden der Pollenbestimmung: für Mitteleuropa und angrenzende Gebiete*. Deutschland: Verlag Dr Friedrich Pfeil München, 524 p.
- Bianchi, F., Booji, CJH., Tscharntke, T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceeding of the Royal Society B-Biological Sciences*, 273(1595), 1715-1727.
- Biesmeijer, JC., Roberts, SPM., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, AP., Potts, SG., Kleukers, R., Thomas, CD., Settele, J., Kunin, WE. (2006). Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 313, 351-354.
- Blamey, M., Grey-Wilson, C. (2003). *La flore d'europe occidentale*. Paris : Flammarion, 544 p.
- Blanche, KR., Ludwig, JA., Cunningham, SA. (2006). Proximity to rainforest enhances pollination and fruit set in orchards. *Journal of Applied Ecology*, 43, 1182-1187.
- Blaschon, B., Crailsheim, K. (2001). The impact of bad weather phases upon the brood care behaviour of nurse bees (*Apis mellifera*). *Apidologie*, 32, 496-498.
- Blondel, J., Farre, H. (1988). The convergent trajectories of bird communities along ecological successions in

- European forests. *Oecologia*, 75 (1), 83-93.
- Bogdanov, S., Baumann, E. (1988). Bestimmung von Honigzuckern mit HPLC. *Mitteilungen aus dem Gebiete der Lebensmitteluntersuchung und Hygiene*, 79, 198-206.
- Boissy, A (coord.), Pham-Delègue, MH (coord.), Baudoin, C (coord.). (2009). *Ethologie appliquée. Comportements animaux et humains, question de société*. Paris : QUAE, 264 p.
- Bonneaud, F (dir.), Schmutz, T (dir.), Ambroise, R., Robert, MP., Bommel-Orsini, A., Gaillot-Bonnart, N., Toublan, M., Cadiou, F. (2010). *Paysage et aménagement foncier agricole et forestier* [en ligne]. Guide réalisé sous l'égide du MAAPRAT (Ministère de l'Agriculture, de l'alimentation, de la pêche, de la ruralité et de l'aménagement du territoire), de la DGPAAT (Direction générale des politiques agricoles, agroalimentaires et des territoires) et du Bureau du Foncier Agricole. Paris : MAAPRAT, 73 p. Disponible sur : <http://agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/Paysage_et_aménagement_foncier_agricole_et_forestier.pdf> (Consulté le 04 février 2014).
- Bonnet, X. (dir.), Fuzeau, V., Dubois, G., Thérond, O., Allaire, G. (2012). Diversification des cultures dans l'agriculture française état des lieux et dispositifs d'accompagnement [en ligne]. *Etudes & Documents*, 67, 20 p. (Service de l'Economie, de l'Evaluation et de l'Intégration du Développement Durable ou SEEIDD, du Commissariat Général au Développement Durable ou CGDD). Disponible sur : <http://www.developpementdurable.gouv.fr/IMG/pdf/E_D_67_diversification_des_cultures_16_07_2012.pdf> (Consulté le 16 janvier 2014).
- Bonnet, X. (dir.), Faïq, C., Fuzeau, V., Cahuzac, E., Allaire, G., Therond, O., Bortmeyer, M. (2013). *Les prairies permanentes : évolution des surfaces en France –Analyse à travers le Registre Parcellaire Graphique* [en ligne]. Toulouse : Service de l'Economie, de l'Evaluation et l'Intégration du Développement Durable (SEEIDD), du Commissariat Général au Développement Durable (CGDD), 96, 18p. (Etudes et Documents, Ministère de l'Ecologie, du Développement Durable et de l'Energie, MEDDE). Disponible sur : <<http://www.developpementdurable.gouv.fr/IMG/pdf/ED96.pdf>> (Consulté le 17 janvier 2014).
- Bonnier, G. (1986). *Plantes médicinales, plantes mellifères, plantes utiles et nuisibles*. Paris : Belin, 144 p.
- Bonnier, G., Douin, R. (1990). *La grande flore en couleurs de Gaston Bonnier*. (Tomes 1 à 5). Paris : Belin.
- Boutin C, Jobin B, Bélanger L, Choinière L (2002) Plant diversity in three types of hedgerows adjacent to cropfields. *Biodiversity and Conservation*, 11: 1-25.
- Breed, MD., Robinson, GE, Page, RE. (1990). Division of labor during honey bee colony defense. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27, 395-401.
- Breeze, TD., Bailey, AP., Balcombe, KG., Potts, SG. (2011). Pollination

- services in the UK: how important are honeybees ? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 142, 137-143.
- Breeze, TD., Vaissière, BE., Bommarco, R., Petanidou, T., Seraphides, N., Kozák, L., Scheper, J., Biesmeijer, JC., Kleijn, D., Gyldenkerne, S., Moretti, M., Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Stout, JC., Partel, M., Zobel, M., Potts, SG. (2014) Agricultural Policies Exacerbate Honeybee Pollination Service Supply Demand Mismatches Across Europe. *PLoS ONE*, 9(1), e82996.
- BRGM (Bureau de Recherches Géologiques et Minières). (1969). Carte géologique au 1/ 50.000, Fleurance, XVIII-42. Orléans-la-Source : Direction du Service Géologique et des laboratoires, BRGM.
- BRGM (Bureau de Recherches Géologiques et Minières). (1978). Carte géologique de la France à 1/ 50.000, Plaisance, Pays vert d'Artagnan-Montesquiou. Orléans : BRGM.
- Briane G (1993). *La ressource mellifère en moyenne montagne : analyse floristique et cartographique (Pyrénées de l'Ariège et de la Haute Garonne)*. Tome I. Thèse de doctorat : Géographie-Aménagement, Université de Toulouse-Le-Mirail, Toulouse II, 385 p.
- Brittain, CA., Vighi, M., Bommarco, R., Settele, J., Potts, SG. (2010). Impacts of a pesticide on pollinator species richness at different spatial scales. *Basic and Applied Ecology*, 11, 106-115.
- Brittain, C., Potts, SG. (2011). The potential impacts of insecticides on the life-history traits of bees and the consequences for pollination. *Basic and Applied Ecology*, 12, 321-331.
- Brodschneider, R., Riessberger-Gallé, U., Crailsheim, K. (2009a). Flight performance of artificially reared honeybees (*Apis mellifera*). *Apidologie*, 40, 441-449.
- Brodschneider, R., Steiner, D., Moder, A., Vollmann, J., Riessberger-Gallé, U., Crailsheim, K. (2009b). Synthetic larval diet produces lighter and smaller honeybees (*Apis mellifera*). *Apidologie*, 40, 663-664.
- Brodschneider, R., Crailsheim, K. (2010). Nutrition and health in honey bees. *Apidologie*, 41, 278-294.
- Brosi, BJ., Daily, GC., Shih, TM., Oviedo, F., Durán, G. (2008). The effects of forest fragmentation on bee communities in tropical countryside. *Journal of Applied Ecology*, 45, 773-783.
- Brossard, T. (1980). Essai de formulation systémique d'un mode d'approche du paysage. *Bulletin de l'Association des Géographes Français*, 468, 103-111.
- Brossard, T., Wieber, JC. (1984). Le paysage : trois définitions, un mode d'analyse et de cartographie. *Espace Géographique*, 1, 5-12.
- Brossard, T. (1991). *Pratique des paysages en Baie du Roi et sa région (Svalbard)*. Thèse de doctorat : Géographie : Université des Lettres et Sciences humaines de Besançon, 397 p.
- Brossard, T. (Coord.), Wieber, JC. (Coord). (2008). *Paysage et information géographique*. Paris : Lavoisier et Hermes Science, 414 p,

- (Information Géographique et Aménagement du Territoire).
- Bruneau, E. (2006). Nutrition et malnutrition des abeilles, biodiversité des plantes, une clé pour l'alimentation et la durée de vie de l'abeille. *Abeille et Agriculture*, 1-10.
- Buchmann, SL., Shipman, CW. (1991). Foraging distances flown by honey bee colonies : analyses using Mathematica software. *American Bee Journal*, 131, 177.
- Buchmann, SL., O'Rourke, MK. (1991). Importance of pollen grain volumes for calculating bee diets. *Grana*, 30, 591-595.
- Buchmann, SL., Nabhan, GP. (1996). *The Forgotten Pollinators*. Washington, D.C: Island Press, 292 p.
- Burel, F. (1991). *Dynamique d'un paysage: réseaux et flux biologiques*. Thèse de doctorat : Laboratoire d'évolution des systèmes naturels et modifiés : Université de Rennes, 230 p.
- Burel, F., Baudry, J. (2006). *Ecologie du paysage: concepts, méthodes et applications*. 6. ed. rev. et augm. Paris : Tec & Doc Lavoisier, 353 p.
- Burel, F. (coord.), Garnier, E. (coord.), Amiaud, B., Aulagnier, S., Butet, A., Chauvel, B., Carré, G., Cortet, J., Couvet, D., Joly, P., Lescourret, F., Plantureux, S., Sarthou, JP., Steinberg, C., Tichit, M., Vaissière, B., Tuinen, D. Van, Villenave, C. (2008). Les effets de l'agriculture sur la biodiversité. Chapitre 1. In Sabbagh, C. (dir.). *Agriculture et Biodiversité: des synergies à valoriser*. Rapport de l'expertise scientifique collective réalisée par l'Inra à la demande du Ministère de l'Agriculture et de la Pêche (MAP) et du Ministère de l'Écologie, de l'Énergie, du Développement Durable et de l'Aménagement du Territoire (MEEDDAT). Paris : ESCo, INRA, 175 p.
- Buttler, A., Gillet, F. (1998). Documents du cours : *Méthodes d'étude de la végétation*. 3^{ème} ed. Université de Neuchâtel : Laboratoire d'écologie végétale et de phytosociologie, 107 p.
- ## C
- Camazine, S. (1993). The regulation of pollen foraging by honey-bees - how foragers assess the colony need for pollen? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32, 265-272.
- Campana, BJ., Moeller, FE. (1977). Honey bees: preference for and nutritive value of pollen from five plant sources. *Journal of Economic Entomology*, 70, 39-41.
- CAMP (Chambre d'Agriculture de Midi-Pyrénées). (2013). L'agriculture en bref – Gers, 32. *Tableau de bord de l'agriculture* [en ligne], 4 p. Disponible sur <http://www.gers-chambagri.com/fileadmin/documents/agriculture_gersoise/22294PAGES_32-BD.pdf>. (Consulté le 5 août 2014).
- Cane, JH., Minckley, RL., Kervin, LJ., Roulston, TH., Williams, NM. (2006). Complex responses within a desert bee guild (Hymenoptera: Apiformes) to urban habitat fragmentation. *Ecological Applications*, 16, 632-644.
- Capdeville, JP., Norie, A., Vincent, JP., Krieg, R., Schoen, R., Delpont, G. (2001). *Cartographie de l'aléa retrait-*

- gonflement des argiles dans le département du Gers*. RP51251-FR. Paris : BRGM, 100 p. multigr. Disponible sur : <http://www.argiles.fr/Files/AleaRG32.pdf>. (Consulté le 28 juin 2014).
- Carré, G. (2008). *Biodiversité, paysages et conservation des abeilles sauvages dans les agroécosystèmes*. Thèse de doctorat : Biologie, Université d'Avignon et des Pays du Vaucluse, 152 p.
- Carré, G., Roche, P., Chifflet, R., Morison, N., Bommarco, R., Harrison-Cripps, J., Krewenka, K., Potts, S.G., Roberts, S.P., Rodet, G., Settele, J., Steffan-Dewenter, I., Szentgyörgyi, H., Tscheulin, T., Westphal, C., Woyciechowski, M., Vaissière, B.E. (2009). Landscape context and habitat type as drivers of bee biodiversity in European annual crops. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 133, 40-47.
- Carvalho, L.G., Veldtman, R., Shenkute, A.G., Tesfay, G.B., Pirk, C.W.W., Donaldson, J.S., Nicolson, S.W. (2011). Natural and within-farmland biodiversity enhances crop productivity. *Ecology Letters*, 14, 251-259.
- Caubel, V. (2001). *Influence de la haie de ceinture de fond de vallée sur la dynamique de l'eau et des solutés à son voisinage*. Thèse de doctorat : Agronomie : ENSA, Rennes, 164 p.
- Causse, C. (2006). *La place des paysages de l'arbre hors forêt dans la société commingeoise, hier, aujourd'hui, demain*. Mémoire de Master 2: Géographie de l'Environnement: Université de Toulouse Le Mirail, 117 p.
- CETIOM (Centre Technique Interprofessionnel des Oléagineux et du Chanvre): <http://www.cetiom.fr/glossaire/>.
- Chacoff, N.P., Aizen, M. (2006). Edge effects on flower-visiting insects in grapefruit plantations bordering premontane subtropical forest. *Journal of Applied Ecology*, 43, 18-27.
- Chagnon, M. (2007). *Causes et effets du déclin mondial des pollinisateurs et les moyens d'y remédier*. Québec : Fédération Canadienne de la Faune, 70 p.
- Charriere, J.D., Imdorf, A., Koenig, C., Gallmann, S., Kuhn, R. (2010). Do sunflowers influence the development of honey bee, *Apis mellifera*, colonies in areas with diversified crop farming? *Journal of Apicultural Research*, 49, 227-235.
- Chauzat, M.P., Carpentier, P., Martel, A.C., Bougeard, S., Cougoule, N., Porta, P., Lachaize, J., Madec, F., Aubert, M., Faucon, J.P. (2009). Influence of pesticide residues on honey bee (Hymenoptera : Apidae) colony health in France. *Environmental Entomology*, 38, 514-523.
- Chauzat, M.P., Ribière-Chabert, M. (2013). EU Reference Laboratory for honey bee health. *Beekeeping news*, 1, 10-11.
- Chust, G., Pretus, J.L., Ducrot, D., Bedos, A., Deharveng, L. (2003a). Identification of landscape units from an insect perspective. *Ecography*, 26, 257-268.
- Chust, G., Pretus, J.L., Ducrot, D., Bedos, A., Deharveng, L. (2003b). Response of soil fauna to landscape heterogeneity: Determining optimal

- scales for biodiversity modelling. *Conservation Biology*, 17(6), 1712-1723.
- Cingolani, AM., Noy-Meir, I., Diaz, S. (2005). Grazing effects on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models. *Ecological Applications*, 15(2), 757-773.
- Cirujeda, A., Melander, B., Rasmussen, K., Rasmussen, IA. (2003). Relationship between speed, soil movement into the cereal row and intra-row weed control efficacy by weed harrowing. *Weed Research*, 43, 285-296.
- Cleland, EE., Chuine, I., Menzel, A., Mooney, HA., Schwartz, MD. (2007). Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology & Evolution*. 22, 357-365.
- Clément, J. (Dir). (1981). *Larousse Agricole*. Paris: Larousse, 1207 p.
- Clément, MV. (1994). Contribution épistémologique à l'étude du paysage. *Mélanges de la Casa de Velázquez*. 30-3, 221-237.
- Clément, H., Le Conte, Y., Barbançon, JM., Vaissière, B., Bonnaffé, P., Reeb, C., Fert, G., Starosta, P., Bruneau, E., Domerego, R., Ratia, G. (2011). *Le traité rustica de l'apiculture*. 3^{ème} édition. Paris : Rustica, 528.
- Conseil de l'Europe., Division du patrimoine culturel, du paysage et de l'aménagement du territoire. Direction de la culture et du patrimoine culturel et naturel. (2008) *Convention Européenne du Paysage et documents de référence* [en ligne]. Strasbourg : Conseil de l'Europe, 98 p. Disponible sur <<http://www.coe.int/t/dg4/cultureheri>
- [tage/heritage/Landscape/Publications/Convention-Txt-Ref fr.pdf](http://www.coe.int/t/dg4/cultureheritage/heritage/Landscape/Publications/Convention-Txt-Ref_fr.pdf)> (Consulté le 23 Juin 2014).
- Corbet, SA., Williams, IH., Osborne, JL. (1991). Bees and the pollination of crops and wild flowers in the European Community. *Bee World*, 72, 47-59.
- Corbit, M., Marks, PL., Gardescu, S. (1999). Hedgerows as habitat corridors for forest herbs in Central New York, USA. *Journal of Ecology*, 87, 220-232.
- Cordeau, S. (2010). *Conséquences de la mise en place des bandes enherbées sur l'évolution de la flore adventice*. Thèse de doctorat: Agronomie et Ecologie: Université de Bourgogne, INRA, 288 p.
- Cornman, RS., Tarpy, DR., Chen, YP., Jeffreys, L., Lopez, D., Pettis, JS., Van Engelsdorp, D., Evans, D. (2012). Pathogen Webs in Collapsing Honey Bee Colonies. *Plos One*, 7, 15.
- Coulomb, P. (1999). La politique foncière agricole en France : une politique foncière « à part » ? La déstabilisation de la politique des structures. La transmission du patrimoine de l'exploitation agricole et familiale en France. In : Jouve, AM. (ed.), Bouderbala, N. (ed.). *Politiques foncières et aménagement des structures agricoles dans les pays méditerranéens : à la mémoire de Pierre Coulomb* [en ligne]. Montpellier : CIHEAM 36, p.69-94. (Cahiers Option Méditerranéennes). Disponible sur : <<http://om.ciheam.org/article.php?IDPDF=98400029>> (Consulté le 27 décembre 2013).

- Cox-Foster, DL., Conlan, S., Holmes, EC., Palacios, G., Evans, JD., Moran, NA., Quan, PL., Briese, T., Hornig, M., Geiser, DM., Martinson, V., Van Engelsdorp, D., Kalkstein, AL., Drysdale, A., Hui, J., Zhai, JH., Cui, LW., Hutchison, SK., Simons, JF., Egholm, M., Pettis, JS., Lipkin, WI. (2007). A metagenomic survey of microbes in honey bee colony collapse disorder. *Science*, 318, 283-287.
- Crailsheim, K. (1986). Dependence of protein metabolism on age and season in the honeybee (*Apis mellifera carnica* Pollm.). *Journal of Insect Physiology*, 32, 629-634.
- Crailsheim, K. (1990). The protein balance of the honey beeworker. *Apidologie*, 21, 417-429.
- Crailsheim, K., Schneider, LHW., Hrassnigg, N., Bühlmann, G., Brosch, U., Gmeinbauer, R., Schöffmann, B. (1992). Pollen consumption and utilization in worker honeybees (*Apis mellifera carnica*): dependence on individual age and function. *Journal of Insect Physiology*, 38, 409-419.
- Crailsheim, K., Hrassnigg, N., Stabentheiner, A. (1996). Diurnal behavioural differences in forager and nurse honey bees (*Apis mellifera carnica* Pollm.). *Apidologie*, 27, 235-244.
- Crailsheim, K., Brodschneider, R., Neumann, P. (2009). The COLOSS puzzle: filling in the gaps. In: *Proceedings of the 4th COLOSS: Conference*. (2009/03/3-4). Zagreb, Croatia, 46-47.
- CRAMP (Conseil Régionale d'Agriculture de Midi-Pyrénées). (1995). *Carte morpho-pédologique du Gers* [en ligne]. Disponible sur : <http://www.mp.chambagri.fr/Les-sols-du-Gers.html>. (Consulté le 09 Septembre 2014).
- Crane, E., Walker, D., Day, R. (1984). *Directory of important world honey sources*. Londre: I.B.R.A. (International Bee Research Association), 384 p.
- Crane, E. (1999). *The world history of beekeeping and honey hunting*. London: Gerald & Duckworth & Co. Ltd. 720 p.
- Cremene, C., Groza, G., Rakosy, L., Schileyko, AA., Baur, A., Erhardt, A., Baur, B. (2005). Alterations of steppe-like grasslands in eastern Europe; a threat to regional biodiversity hotspots. *Conservation Biology*, 19, 1606-1618.
- Cross, JV., Solomon, MG., Babandreier, D., Blommers, L., Easterbrook, MA., Jay, CN., Jenser, G., Jolly, RL., Kuhlmann, U., Lilley, R., Olivella, E., Toepfer, S., Vidal, S. (1999). Biocontrol of pests of apples and pears in northern and central Europe: 2. Parasitoids. *Biocontrol Science and Technology*, 9 (3), 277-314.
- Croxton, PJ., Carvell, C., Mountford, JO., Sparks, TH. (2002). A comparison of green lanes and field margins as bumblebee habitat in arable landscape. *Biological Conservation*, 107, 365-374.
- CRPF (Centre Régional de la Propriété forestière. (2010). Les lisières aussi doivent être gérées. *Bulletin Bois & Forêts*, 70, 1 p.
- Crutzen, P., Stoemer, EF. (2000). The 'anthropocene'. *Global International Geosphere-Biosphere Programme Newsletter*, 41, 17-18.

Cushman, SA., McGarigal, K., Neel, MC. (2008). Parsimony in landscape metrics: Strength, universality, and consistency. *Ecological indicators*, 8, 691-703.

Curry, JP., Good, JA. (1992). Soil faunal degradation and restoration. In: Lal, R (ed.), Steward, BA (ed). Advances in soil science. *Springer-Verlag*, 17, 171-215.

D

Da Lage, A (coord.), Métailié, G (coord). (2000). *Dictionnaire de biogéographie végétale*. Paris : CNRS éditions, 579 p.

Da Silva, FA. (1991). Influence of pollen grain volume on the estimation of the relative importance of its source to bees. *Apidologie*, 22, 495-502.

Dahle, B. (2010). The role of Varroa destructor for honey bee colony losses in Norway. *Journal of Apicultural Research*, 49, 124-125.

Dainat, B., Neumann, P. (2013). Clinical signs of deformed wing virus infection are predictive markers for honey bee colony losses. *Journal of Invertebrate Pathology*, 112, 278-280.

Dajoz, I., Fontaine, C., Mériguet, J., Lorea, M. (2006). Biodiversité du réseau d'interactions mutualistes plantes-pollinisateurs et stabilité des communautés végétales [en ligne]. In : 2^{ème} Colloque du GRD ConEvol et REID. *L'écologie des communautés en devenir : approches intégratives* : Conférence. (2006/11/13-15). Montpellier : CNRS-INRA. Disponible sur < <http://www.pierroton.inra.fr/genetic>

[s/ComEvol/Montpellier-2006/7Dajoz-montpellier-comevol-2006.pdf](http://www.pierroton.inra.fr/genetic/s/ComEvol/Montpellier-2006/7Dajoz-montpellier-comevol-2006.pdf)> . (Consulté le 30 juin 2014).

Dajoz, R. (1985). *Précis d'écologie*. Paris : Bordas, 505 p.

Daly, HV., Danka, RG., Hoelmer, K., Rinderer, TE., Buco, SM. (1995). Honey bee morphometrics: linearity of variables with respect to body size and classification tested with European worker bees reared by varying ratios of nurse bees, *Journal of Apicultural Research*, 34, 129-145.

Danforth, B. (2006). Bees. *Current Biology*, 17, 156-161.

Dauber, J., Bengtsson, J., Lenoir, L. (2006). Evaluating effects of habitat loss and land-use continuity on ant species richness in seminatural grassland remnants. *Conservation Biology*, 20 (4), 1150-1160.

Davaine, JB. (2012). Recent changes in melliferous resources in the french agricultural landscape : the case of field crops and fodder production. *Bulletin Académique Vétérinaire*, 165 (4), 293-306.

Decourtye, A., Lecompte, P., Chauzat, MP., Thiébeau, P. (2007). Introduction de jachères florales en zones de grandes cultures : comment mieux concilier agriculture, biodiversité et apiculture ? *Le Courrier de l'Environnement de l'INRA*, 54, 33-56.

Decourtye, A., Odoux, JF., Cluzeau-Moulay, S. (2008). Influence des aménagements floristiques sur les

- abeilles. *Bulletin Technique Apicole*, 35, 114-123.
- Decourtye, A., Mader, E., Desneux, N. (2010). Landscape enhancement of floral resources for honey bees in agro-ecosystems. *Apidologie*, 41, 264-277.
- Decourtye, A., Devillers, J., Aupinel, P., Brun, F., Bagnis, C., Fourrier, J., Gauthier, M. (2011). Honeybee tracking with microchips: a new methodology to measure the effects of pesticides. *Ecotoxicology*, 20, 429-437.
- Decourtye, A., Pétrequin, P., Bretagnolle, V., Odoux, JF., Requier, F., Rollin, O., Chaigne, G., Cerrutti, N., Bockstaller, C., Chabert, A., Allier, F. (2012). Abeilles et systèmes agricoles de grandes cultures : Polinov étudie les interactions pour concevoir des systèmes de cultures innovants. *Actes du colloque de restitution du projet Polinov*. Paris : ACTA, 36 p.
- Decourtye A, Gayrard M, Chabert A, Requier F, Rollin O, Odoux JF, Henry M, Allier F, Cerrutti N, Chaigne G, Petrequin P, Plantureux S, Gaujour E, Emonet E, Bockstaller C, Aupinel P, Michel N, Bretagnolle V (2013) Projet Polinov, épisode 2: vers des systèmes de cultures favorables aux abeilles. *Phytoma*, 667,11-14.
- De Grandi-Hoffman, G., Chen, YP., Huang, E., Huang, MH. (2010). The effect of diet on protein concentration, hypopharyngeal gland development and virus load in worker honey bees (*Apis mellifera* L.). *Journal of Insect Physiology*, 56, 1184-1191.
- De Groot, AP. (1953). Protein and amino acid requirements of the honeybee (*Apis mellifica* L.). *Physiology Compartment and Oecology*, 3, 197-285.
- Delaplane, KS., Mayer, DF. (2000). *Crop Pollination by Bees*. New York: CBI Publishing, 352 p.
- Deny, C., Tscharntke, T. (2002). Plant-insect communities and predator-prey ratios in field margin strips, adjacent crop fields, and fallows. *Oecologia*, 130 (2), 315-324.
- De Marco, P., et Coelho, M. (2004). Services performed by the ecosystem : forest remnants influence agricultural cultures'pollination and production. *Biodiversity and Conservation*, 13, 1245-1255.
- Désert, G. (1984). Machinisme et agriculture dans la France du XIX^e siècle. *Historical Papers*, 19 (1), 185-216.
- Desneux, N., Decourtye, A., Delpuech, JM. (2007). The sublethal effects of pesticides on beneficial arthropods. *Annual Review of Entomology*, 52, 81-106.
- Desriers, M. (2007). Revenus agricoles. L'agriculture française depuis cinquante ans : des petites exploitations familiales aux droits à paiement unique. *Agrest-Cahiers*, 2, p. 3-14.
- Didham, RK., Tylianakis, JM., Gemmell, NJ., Rand, TA., Ewers, RM. (2007). Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. *Trends in Ecology and Evolution*, 22, 489-496.
- Dimou, M. et Thrasyvoulou, A. (2007) Seasonal variation in vegetation and pollen collected by honeybees

- in Thessaloniki, Greece. *Grana*, 46, 292-299.
- Di Pasquale, G., Salignon, M., Le Conte, Y., Belzunces, LP., Decourtye, A., Kretzschmar, A., Suchail, S., Brunet, J.-L., et Alaux, C. (2013). Influence of pollen nutrition on honey bee health: do pollen quality and diversity matter? *Plos One*, 8, e72016-e72016.
- Di Prisco, G., Cavaliere, V., Annoscia, D., Varricchio, P., Caprio, E., Nazzi, F., Gargiulo, G. & Pennacchio, F. (2013). Neonicotinoid clothianidin adversely affects insect immunity and promotes replication of a viral pathogen in honey bees *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110, 18466-18471.
- Donaldson, J., Nänni, I., Zachariades, C., Kemper, JC. (2002). Effects of habitat fragmentation on pollinator diversity and plant reproductive success in renosterveld shrublands of South Africa. *Conservation Biology*, 16, 1267–1276.
- Doner, LW. (1977). The sugars of honey - a review. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 28, 443–456.
- Dornhaus, A., Chittka, L. (2004). Why do honey bees dance? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55, 395-401.
- Doucet Personeni, C., Halm, MP., Touffet, F., Rortais, A., Arnold G. (2003). *Imidaclopride utilisé en enrobage de semences (Gaucho®) et troubles des abeilles*. Rapport final. Caen, France : Comité Scientifique et Technique de l'Etude Multifactorielle des Troubles des Abeilles, 215 p.
- Dover, J., Sparks, T., Clarke, S., Gobbett, K., Glossop, S. (2000). Linear features and butterflies: the importance of green lanes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 80, 227-242.
- Dreller, C., Page, RE., Fondrk, MK. (1999). Regulation of pollen foraging in honeybee colonies: effects of young brood, stored pollen, and empty space. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 45, 227-233.
- Duffield, S. (1991). Does the size of area you spray with insecticides influence the extent of side-effects on invertebrate populations? *Game Conservancy Review*, 22, 64-65.
- Dunning, JB., Danielson, BJ., Pulliam, HR. (1992). Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, 65, 169-175.
- Dupraz, C., et Liagre, F. (2008). *Agroforesterie. Des arbres et des cultures*. Paris : France Agricole, 413 p.
- Dyer, FC. (2002). The biology of the dance language. *Annual Review of Entomology*, 47, 917-949.
- ## E
- EFSA (European Food Safety Authority). (2008). Bee mortality and bee surveillance in Europe. *The EFSA Journal*, 154, 1-28.
- Eggleton, P., Van Bergen, AJ, Jones, DT., Lambert, MC., Rockett, C., Hammond, PM., Beccaloni, J., Marriott, D., Ross, E., Giusti, A. (2005). Assemblages of soil macrofauna across a Scottish land-use intensification gradient: influences of habitat quality,

- heterogeneity and area. *Journal of Applied Ecology*, 42 (6), 1153-1164.
- Eickwort, G., et Ginsberg, H. (1980). Foraging and mating behaviour in apoidea. *Annual Reviews of Entomology*, 25, 421-426.
- Eiden, G., Kayadjanian, M., Vidal, C. (2000). Capturing landscape structures tools. In The Agriculture European Commission. *From landcover to landscape diversity in the European union [en ligne]*. Disponible sur : <http://ec.european.eu/agriculture/public/landscape/index.htm>. (Consulté le 15 Décembre 2014).
- Eischen, FA., Rothenbuhler, WC., Kulincecic, JM. (1982). Length of life and dry weight of worker honeybees reared in colonies with different worker-larva ratios. *Journal of Apicultural Research*, 21, 19-25.
- Ejrnaes, R., Liira, J., Poulsen, RS., Nygaard, B. (2008). When Has and Abandoned Field Become a Semi-Natural Grassland or Heathland ? *Envrionmental Management*, 42, 707-716.
- Ellenberg, H. (1998). *Vegetation ecology of Central Europe*. Cambridge: Cambridge University Press, 731 p.
- Ellis, AM., et Hayes, GW Jr. (2009). An evaluation of fresh versus fermented diets for honey bees (*Apis mellifera*). *Journal of Apicultural Research*, 48, 215-216.
- Elobeid, A. (2007). Ethanol expansion in the food versus fuel debate: how will developing countries fare ? *Journal of Agricultural & Food Industrial Organisation*, 5, 1-23.
- Erdtman, G. (1960). The acetolysis method. A revised description. *Svensk Botanisk Tidskrift*, 54 (4), 561-564.
- ESRI (1996) Arc View GIS, the Geographic Information System for everyone. Environmental System Research Institute Inc, USA (<http://www.esri.com>).
- Escofier, B., Pagès, J. (1998). *Analyses factorielles simples et multiples : objectifs, methods et interpretation*. 3^{ème} édition. Paris: Dunod, 284 p. (Sciences SUP).
- Evans, JD., Schwarz, RS. (2011). Bees brought to their knees: microbes affecting honey bee health. *Trends in Microbiology*, 19, 614- 620.
- Ewald, J., et Aebischer, T. (2000). Trends in pesticide use and efficacy during 26 years of changing agriculture in Southern England. *Environmental Monitoring and Assessment*, 64, 493-529.
- Eyer, M., Chen, YP., Schäfer, MO., Pettis, J., Neumann, P. (2009). Small hive beetle, *Aethina tumida*, as a potential biological vector of honeybee viruses. *Apidologie*, 40, 419-428.

F

- Faegri, K., Iversen, J. (1989). *Textbook of Pollen Analysis*. 4^{ème} édition (Faegri, K., Kaland, PE., Kzywinski, K). New-York: John Wiley & Sons, 328 p.
- Fahrig, L., Merriam, HG. (1985). Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology*, 66, 1762-1768.
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology*

- Evolution and Systematics*, 34, 487-515.
- Feldlaufer, MF., Knox, DA., Lusby, WR., Shimanuki, H. (1993). Antimicrobial activity of fatty acids against *Bacillus* larvae, the causative agent of American foulbrood disease. *Apidologie*, 24, 25-93.
- Fénelon, P (Dir). (1991). *Dictionnaire d'Histoire et de Géographie agraires, Français, Anglais, Allemand, Espagnol, Italien*. Paris: CLIF, 801 p.
- Fenster, CB., Armbruster, WS., Wilson, P., Dudash, MR., Thomson, JD. (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution and systematics*, 35, 375-403.
- Feuillet, D., Odoux, JF., Mateescu, C., Aupinel, P., Lamy, H., Moreau, N., Roucher, L., Souche, T. (2008). Évolution floristique et physico-chimique des pollens récoltés au cours de l'année 2006 sur le site de l'INRA du Magneraud. *Bulletin Technique Apicole*, 35 (1), 20-26.
- Fewell, JH., Winston, ML. (1992). Colony state and regulation of pollen foraging in the honey bee, *Apis mellifera* L. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 30, 387-393.
- Fischer, M., Wipf, S. (2002). Effect of low-intensity grazing on the species-rich vegetation of traditionally mown subalpine meadows. *Biological Conservation*, 104 (1), 1-11.
- Fischer, J., Brosi, B., Daily, GC., Ehrlich, PR., Goldman, R., Goldstein, J., Lindenmayer, DB., Manning, AD., Meoney, HA., Pejchar, L., Ranganathan, J., Tallis, H. (2008). Should agricultural policies encourage land-sparing or wildlife-friendly farming ? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6 (7), 380-385.
- Fischesser, B. (1980). La forêt dans le paysage rural. *Bulletin Technique d'Information*, 347-348: 251-258.
- Fitter, R., Fitter, A., Farrer, A. (2009). Guide des graminées, carex, joncs et fougères: toutes les herbes d'Europe. Paris : 255 p. (Les guides du naturaliste).
- Flather, CH., Bevers, M. (2002). Patchy reaction-diffusion and population abundance : the relative importance of habitat amount and arrangement. *American Naturalist*, 159 (1), 40-56.
- Flatrès, H., Flatrès, P. (1997). Mutations agricoles et transformations des paysages en Europe. *Noroi*, 173, 173-193. Doi : 10.3406/noroi.1997.6779.
- Fleishman, E., Thomson, JR., Mac Nally, R., Murphy, DD., Fay, JP. (2005). Using indicator species to predict species richness of multiple taxonomic groups. *Conservation Biology*, 19 (4), 1125-1137.
- Foley, JA., Fries (De.), R., Asner, GP., Barford, G., Carpenter, SR., Chapin, FSI., Coe, MT., Daily, GC., Gibbs, HK., Helkowski, JH., Holloway, T., Howard, EA., Kucharik, CJ., Monfreda, C., Patz, JA., Prentice, IC., Ramankutty, N., Snyder, PK. (2005). Global consequences and land use. *Science*, 309, 570-574.
- Foley, K., Fazio, G., Jensen, AB., Hughes, W. OH. (2012). Nutritional limitation and resistance to opportunistic

- Aspergillus parasites in honey bee larvae. *Journal of Invertebrate Pathology*, 111, 68-73.
- Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J., Loreau, M. (2006) Functional Diversity of Plant–Pollinator Interaction Webs Enhances the Persistence of Plant Communities. *PLoS Biol* 4,1, e1, 0129-0135.
- FAO (Food and Agriculture Organization). (1998). *FRA 2000: termes et définitions. Document de travail n°1, programme d'évaluation des ressources forestières 2000* [en ligne]. Rome : FAO, Département des forêts. Disponible sur : <<http://www.fao.org/forestry/fo/fra/index.jsp>>. (Consulté le 2 Octobre 2014).
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). (2005). *FAOSTAT* [en ligne]. Disponible sur : <<http://faostat.fao.org>>. Agricultural data/Agricultural production/Crops primary.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). (2009). *FAOSTAT* [en ligne]. <<http://faostat3.fao.org>> Production/ Live Animals.
- Forman, RTT., Godron, M. (1986). *Landscape ecology*. New –York: John Wiley & Sons, 619 p.
- Forsgren, E. (2010). European Foulbrood in honeybees. *Journal of Invertebrate Pathology*, 103, S5-S9.
- Fortunel, F. (non daté). Statistiques et traitements des données [en ligne], 31 p. Disponible sur : <http://www.univ-lemans.fr/ffortu/>. (Consulté le 29 novembre 2014).
- Fourneau, F., Lugenbuhl, Y., Roux, B. (1991). *Évolution des paysages et aménagement du territoire en Andalousie occidentale*. Madrid : Casa de Velázquez, 13 p.
- FranceAgriMer. (2012). Audit économique de la filière apicole française [en ligne]. *Les synthèses de FranceAgriMer* [en ligne], 1, 1-32. Disponible sur <http://www.itsap.asso.fr/downloads/audit_de_la_filiere_apicole_2012.pdf> (Consulté le 29 juin 2014).
- Francis, RM., Nielsen, SL., Kryger, P. (2013). Varroa-Virus Interaction in Collapsing Honey Bee Colonies. *Plos One*, 8, 9.
- Frankl, R., Wanning, S., Braun, R. (2005). Quantitative floral phenology at the landscape scale: is a comparative spatio-temporal description of “flowering landscapes” possible ? *Journal for Nature Conservation*, 13, 219-229.
- Frazier, M., Mullin, C., Frazier, J., Ashcraft, S. (2008). What have pesticides got to do with it ? *American Bee Journal*, 148, 521-523.
- Freemark, K., Bert, D., Villard, MA. (2002). Patch, landscape, and regional-scale effects on biota. In Gutzwiller, KJ (ed.). *Applying Landscape Ecology in Biological Conservation*. New-York: Springer-Verlag, pp. 58-83.
- Freléchoux, F., Meisser, M., Gillet, F. (2007). Succession secondaire et perte de diversité végétale après réduction du broutage dans un pâturage boisé des Alpes centrales suisses. *Botanica Helvetica*, 117, 37-56.
- Fresnaye, J. (1961). Méthodes d'appréciation des surfaces de couvain dans les

- colonies d'abeilles. *Annales de l'Abeille*, 4, 369-376.
- Fried, G., Petit, S., Dessaint, F., Reboud, X. (2009). Arable weed decline in Northern France : crop edges as refugia for weed conservation ? *Biological Conservation*, 142, 238-243.
- Friedberg, C., Cohen, M., Mathieu, N. (2000). "Faut-il qu'un paysage soit ouvert ou fermé ?" L'exemple de la pelouse sèche du Causse Méjan. *Natures-Sciences-Sociétés*, 8 (4): 26-41.
- Frouz, J. (1999). Use of soil dwelling Diptera (Insecta, Diptera) as bioindicators : a review of ecological requirements and responses to disturbance. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 74 (1-3), 167-186.
- ## G
- Gabriel, D., Tschardt, T. (2007). Insect pollinated plants benefit from organic farming. *Agriculture, Ecosystem and Environment*, 118, 43-48.
- Gadbin, C. (1979). L'intérêt de l'acétolyse en mélissopalynologie. *Apidologie*, 10 (1), 23-28.
- Gallai, N., Salles, JM., Settele, J., Vaissière, BE. (2009). Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological Economics*, 68, 810-821.
- Garbuzov, M., Ratnieks, FLW. (2014). Ivy: an underappreciated key resource to flower visiting insects in autumn. *Insect Conservation and Diversity*, 7, 91-102.
- Gary, NE., Witherell, PC., Lorenzen, K. (1978). The distribution and foraging activities of common Italian and "Hy-Queen" honey bees during alfalfa pollination. *Environmental Entomology*, 7, 233-240.
- Gasquez, J. (1994). Les adventices en jachère. In Fraval, A (ed.), *Jachères. Dossier de l'Environnement de l'INRA*, 9, 101-104.
- Gaucherel, C. (2009). Self-similar land cover heterogeneity of temperate and tropical landscapes. *Ecological complexity*, 6, 346-352.
- Géhu, JM. (1987). La phytosociologie d'aujourd'hui. Méthodes et orientations. *Notiz della Società Italiana di Scienza della Vegetazione*, 16, 1-16.
- GEM-ONIFLHOR. (2005). *Audit de la filière miel. Réactualisation des données économiques issues de l'audit 1997* [en ligne]. Paris : ONIFLHOR, 163 p. Disponible sur : http://www.itsap.asso.fr/downloads/publications/filiere_apicole2004.pdf. (Consulté le 28 août 2014).
- Genersch, E., Yue, C., Fries, I., Miranda, JR. (2006). Detection of deformed wing virus, a honey bee viral pathogen, in bumble bees (*Bombus terrestris* and *Bombus pascuorum*) with wing deformities. *Journal of Invertebrate Pathology*, 91, 61-63.
- Genersch, E. (2010). American Foulbrood in honeybees. *Journal of Invertebrate Pathology*, 103, S10-S19.
- Genersch, E., Von Der Ohe, W., Kaatz, H., Schroeder, A., Otten, C., Büchler,

- R., Berg, S., Ritter, W., Mülhen, W., Gisder, S., Meixner, M., Liebig, G., Rosenkranz, P. (2010). The German bee monitoring project: a long term study to understand periodically high winter losses of honey bee colonies. *Apidologie*, 41, 332-352.
- George, P., Verger, F. (2004). *Dictionnaire de la géographie*. 8^{ème} édition. Paris: Presses Universitaires de France, 462 p. (Quadriage).
- Gerster, F. (2012). *Plan de développement durable de l'apiculture*. Paris : MAAF (Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt), CGAAER (Conseil Général de l'Alimentation, de l'Agriculture et des Espaces Ruraux n°11 174-01), 31 p.
- Girolami V, Mazzon L, Squartini A, Mori N, Marzaro M, Di Bernardo A, Greatti, M., Giorio, C., Tapparo, A. (2009). Translocation of neonicotinoid insecticides from coated seeds to seedling guttation drops: a novel way of intoxication for bees. *Journal of Economic Entomology*, 102, 1808–15.
- Goulson, D., Sparrow, K. (2009). Evidence for competition between honeybees and bumblebees; effects on bumblebee worker size. *Journal of Insect Conservation*, 13, 177–181.
- Graham, S., Myerscough, MR., Jones, JC., Oldroyd, BP. (2006). Modelling the role of intracolony genetic diversity on regulation of brood temperature in honey bee (*Apis mellifera* L.) colonies. *Insectes Sociaux*, 53, 226-232.
- Grant, V. (1950). The flower constancy of bees. *The Botanical Review*, 16, 379-398.
- Gras, R., Benoit, M., Deffontaines, JP., Duru, M., Lafarge, M., Langlet, A., Osty, PL. (1989). *Le fait technique en agronomie. Activité agricole, concepts et méthodes d'étude*. Paris : INRA, l'Harmattan, 184 p.
- Grau, R., Kuemmerle, T., Macchi, L. (2013). Beyond 'land sparing versus land sharing' : environmental heterogeneity globalization and the balance between agricultural production and nature conservation. *Current opinion in Environmental Sustainability*, 5, 477-483.
- Greatti M, Sabatini A, Barbattini R, Rossi S, Stravisi, A. (2003). Risk of environmental contamination by the active ingredient imidacloprid used for corn seed dressing. Preliminary results. *Bulletin of Insectology*, 56:69–72.
- Greco, MK., Lang, J., Gallmann, P., Priest, N., Feil, E., Crailsheim, K. (2013). Sugar concentration influences decision making in *Apis mellifera* L. workers during early-stage honey storage behaviour. *Open Journal of Animal Sciences*, 3 (3), 210-218.
- Grixti, JC., Wong, LT., Cameron, SA., Favret, C. (2009). Decline of bumble bees (*Bombus*) in the North American Midwest. *Biological Conservation*, 142, 75-84.
- Grüter, C., Moore, H., Firmin, N., Helantera, H., Ratnieks, FLW. (2011). Flower constancy in honey bee workers (*Apis mellifera*) depends on ecologically realistic rewards. *Journal of Experimental Biology*, 214, 1397-1402.
- Guerriat, H. (1999). Valeur apicole des haies dans l'Entre-Sambre et Meuse. *Abeille & Compagnie*, 73, 24-28.

- Guerriat, H. (2000). *Être performant en apiculture*. Daussois, Belgique : Rucher du Tilleuil, 416 p.
- Guillerme, S., Rhoné, F., Maire, E., Calige A. (sous presse). Des abeilles et des arbres : pratiques, perceptions et dynamique paysagère en territoire de grandes cultures. In Maire, E. (coord) et Laffly, D (coord). (sous presse). *Abeilles et paysages*. Paris : Quae.
- Gustafson, E. (1998). Quantifying landscape spatial pattern: What is the state of the art. *Ecosystem*, 143-156.
- Gutierrez, D. (2009). Honey bee collapse strikes Japan, up to fifty percent of honey bees gone [en ligne]. *Natural News*, 28 April 2009. Disponible sur http://www.naturalnews.com/026151_Japan_honeybees_honey.html. (Consulté le 03 juillet 2014).
- Guyot, G. (1997). *Topoclimats et microclimats*. Paris : Masson, 505 p.
- Guyot-Declerck, C. (1998). Un lexique d'odeurs et d'arômes pour les miels : premiers pas. *Abeille et compagnie*, 65, 23-28.
- Haddad, N., Bataeneh, A., Albaba, I., Obeid, D., Abdulrahman, S. (2009). Status of colony losses in the Middle East. In: *Proceedings of the 41st Apimondia Congress*. Montpellier, France, p.36.
- Hagedorn, HH., Moeller, FE. (1968). Effect of the age of pollen used in pollen supplements on their nutritive value for the honeybee. I. Effect on thoracic weight, development of hypopharyngeal glands, and brood rearing, *Journal of Apicultural Research*, 7, 89-95.
- Hamon, A., Jégou, N. (2008). *Statistique descriptive: cours et exercices corrigés*. Rennes : Presses Universitaires de Rennes, 206 p.
- Hannon, L., Sisk, T. (2009). Hederows in an agri-natural landscape : Potential habitat value for native bees. *Biological conservation*, 142, 2140-2154.
- Harper, JL., Hawksworth, DL. (1994). Biodiversity: measurement and estimation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, 345 (1311), 5-12.
- Härtel, S., Steffan-Dewenter, I. (2014). Ecology : honey bee foraging in human-modified landscapes. *Current Biology*, 21 (11), R524.
- Haydak, MH. (1935). Brood rearing by honeybees confined to a pure carbohydrate diet. *Journal of Economic Entomology*, 28, 657-660.
- Haydak MH. (1970). Honey bee nutrition. *Annual Review of Entomology*, 15, 143-156.
- Heard, MS., Rothery, P., Perry, JN., Firbank, LG. (2005). Predicting longer-term changes in weed populations under GMHT crop management. *Weed Research*, 45 (5), 331-338.
- Hendrickx, F., Maelfait, JP., Van Wingerden, W., Schweiger, O., Speelmans, M., Aviron, S., Augenstein, I., Billeter, R., Bailey, D., Bukacek, R., Burel, F., Diekötter, T., Dirksen, J., Herzog, F., Liira, J., Roubalova, M., Vandomme, V., Bugter, R. (2007). How landscape structure,

H

- land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 44, 340-351.
- Henry, M., Béguin, M., Requier, F., Rollin, O., Odoux, JF., Aupinel, P., Aptel, J., Tchamitchian, S., Decourtye, A. (2012a) A common pesticide decreases foraging success and survival in honey bees. *Science*, 336:348-350. Doi: 10.1126/science.1215039.
- Henry, M., Beguin, M., Requier, F., Rollin, O., Odoux, JF., Aupinel, P., Aptel, J., Tchamitchian, S., Decourtye, A. (2012b). Response to Comment on "A Common Pesticide Decreases Foraging Success and Survival in Honey Bees". *Science*, 337, 1453.
- Herbert, EW. Jr., Bickley, WE., Shimanuki, H. (1970). The broodrearing capability of caged honey bees fed dandelion and mixed pollen diets. *Journal of Economic Entomology*, 63, 215 – 218.
- Herbert, EW., Shimanuki, H. (1977). Brood-rearing capability of caged honeybees fed synthetic diets. *Journal of Apicultural Research*. 15, 150–153.
- Herbert, EW., Shimanuki, H. (1978). Chemical composition and nutritive value of bee-collected and bee-stored pollen. *Apidologie*, 9, 33–40.
- Herbert, EW. Jr. (1992). Honey bee nutrition. In : Graham, JM (ed.). *The hive and the honey bee*. Illinois, USA: Dadant & Sons- Hamilton, pp. 197-233.
- Heroldova, M., Bryja, J., Tkadlec, E. (2007). Structure and diversity of small mammal communities in agriculture landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 120 (2-4), 206-210.
- Hersch, MI., Crewe, RM., Hepburn, HR., Thompson, PR., Savage, N. (1978). Sequential development of glycolytic competence in muscles of worker honeybees. *Comparative Biochemistry and Physiology B*, 61, 427–431.
- Herzog, F., Steiner, B., Bailey, D., Baudry, J., Billeter, R., Blust, G. de., Cock, R. de., Dirksen, J., Dormann, C.F., Filippi, R. de., Frossard, E., Liira, J., Schmidt, T., Stockli, R., Thenail, C., Wingerden, W. Van., Bugter, R. (2006). Assessing the intensity of temperate European agriculture at the landscape scale. *European Journal of Agronomy*, 24, 2, p. 165-181. Doi : 10.1016/j.eja.2005.07.006.
- Herzon, I., O'Hara, RB. (2007). Effects of landscape complexity on farmland birds in the Baltic States. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 118 (1-4), 297-306.
- Hickling, R., Roy, DB., Hill, JK., Fox, R., Thomas, CD. (2006). The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology*, 12, 450–455.
- Higes, M., Martin-Hernandez, R., Botias, C., Bailon, EG., Gonzalez-Porto, AV., Barrios, L., Del Nozal, MJ., Bernal, JL., Jimenez, JJ., Palencia, PG., Meana, A. (2008). How natural infection by *Nosema ceranae* causes honeybee colony collapse. *Environmental Microbiology*, 10, 2659-69.
- Hilgert-Moreira, SB., Zaniil Fernandes, M., Alves Marchett, C., Blochtein, B.

- (2014). Do different landscapes influence the response of native and non-native bee species in the Eucalyptus pollen foraging, in southern Brazil? *Forest Ecology Management*, 313, 153-160.
- Hines, HM., Hendrix, SD. (2005). Bumble bee (Hymenoptera: Apidae) diversity and abundance in tallgrass prairie patches: effects of local and landscape floral resources. *Environmental Entomology*, 34, 1477-1484.
- Hirzel, A., Guisan, A. (2002). Which is the optimal sampling strategy for habitat suitability modelling? *Ecological Modelling*, 157, 331-341.
- Holland, J., Fahrig, L. (2000). Effect of woody borders on insect density and diversity in crop fields : a landscape-scale analysis. *Agriculture, Ecosystem and Environment*, 78, 115-122.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Kleijn, D., Tscharntke, T. (2007). Diversity of flower-visiting bees in cereal fields : effects of farming system, landscape composition and regional context. *Journal of Applied Ecology*, 44, 41-49.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T. (2008). Agricultural landscapes with organic crops support higher pollinator diversity. *Oikos*, 117, 354-361.
- Hoover, SE., Higo, HA., Winston, ML. (2006). Worker honey bee ovary development: seasonal variation and the influence of larval and adult nutrition. *Journal of Comparative Physiology B*, 176, 55-63.
- Hopwood, JL. (2008). The contribution of roadside grassland restorations to native bee conservation. *Biological Conservation*, 141, 2632-2640.
- Hrassnigg, N., Crailsheim, K. (2005). Differences in drone and worker physiology in honeybees (*Apis mellifera* L.), *Apidologie* 36, 255-277.
- Huang, Z. (2010) Honey Bee Nutrition. *American Bee Journal*, 150, 773-776.
- Huang, ZY., Robinson, GE. (1992). Honeybee colony integration: worker-worker interactions mediate hormonally regulated plasticity in division of labor. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 89, 11726-11729.
- Huang, ZY., Robinson, GE. (1996). Regulation of honey bee division of labor by colony age demography. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 39, 147-158.
- Hurlbert, SH. (1984). Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological monographs*, 54 (2), 187-211.
- Husson, F., Lê, S., Pagès, J. (2009). *Analyse de données avec R*. Rennes : Presses Universitaires de Rennes, 224 p. (Pratique de la statistique).
- Huyghe, C. (2007). Place des prairies dans les territoires français : regard historique. *Fourrages*, 189, p. 3-18.

I

- IFN (Inventaire Forestier National). *Définitions* [en ligne]. Disponible sur : <http://inventaire-forestier.ign.fr/spip/spip.php?article>

596. (Consulté le 26 septembre 2014).
- IFN, (Inventaire Forestier National). (2005). *Inventaire forestier départemental – Gers. IV^e Inventaire 2001* [en ligne]. Bordeaux: IFN, 152 p. Disponible sur < http://inventaire-forestier.ign.fr/spip/IMG/pdf/IFN_32_4_GERS.pdf>. (Consulté le 18 juillet 2014).
- Illes, I., Mühlen, W., Dücker, G., Sachser, N. (2002). The influence of different bee traps on undertaking behaviour of the honey bee (*Apis mellifera*) and development of a new trap. *Apidologie*, 32, 315-326.
- Imdorf, A., Rickli, M., Kilchenmann, V., Bogdanov, S., Wille H. (1998) Nitrogen and mineral constituents of honey bee worker brood during pollen shortage. *Apidologie*, 29, 315–325.
- Imdorf, A., Gerig, L. (1999). *Guide d'évaluation de la force d'une colonie*. Liebefeld, Berne, Suisse : Centre de Recherches Apicoles, Station de Recherches Laitières, 4 p.
- Inouye, RS., Huntly, NJ., Tilman, D., Tester, D., Stillwell, M., Zinnel, KC. (1987). Old-field succession on a Minnesota sand plain. *Ecology*, 68, 12-26.
- IFN (Inventaire Forestier National). (2013). *Le mémento : la forêt en chiffres et en cartes* [en ligne]. Paris: Institut National de l'Information Géographique et Forestière, IGN, 32 p. Disponible sur : <ign.fr/spip/spip.php?article709> (Consulté le 2 décembre 2013).
- Jablonski, B., Koltowski, Z. (2002). Nectar secretion and honey potential of honey plants growing under Poland's conditions. Part XIII. *Journal of Apiculture Science*, 46 (1), 25-30.
- Jaffe, R., Dietemann, V., Allsopp, MH., Costa, C., Crewe, RM., Dall'olio, R., de la Rua, P., El-Niweiri, MAA., Fries, I., Kezic, N., Meusel, MS., Paxton, RJ., Shaibi, T., Stolle, E., Moritz, RFA. (2009). Estimating the Density of Honeybee Colonies across Their Natural Range to Fill the Gap in Pollinator Decline Censuses. *Conservation Biology*, 24, 583-593.
- Jamagne, M. (2011). *Grands paysages pédologiques de France*. Versailles : QUAE, 535 p. (Collection Synthèses).
- Janssens, X., Bruneau, E., Lebrun, P. (2006). Prévisions des potentialités de production de miel à l'échelle d'un rucher au moyen d'un système d'information géographique. *Apidologie*, 37, p. 351-365. Doi : 10.1051/apido :2006006.
- Janson, JP., Fontanges, A. de, Deneufbourg, F., Jouly, L. (2004). Nuisibilité des adventices en production de semences fourragères : cas du vulpin dans le ray-grass anglais. In : *XII^{ème} Colloque International sur la Biologie des Mauvaises Herbes*, Dijon , France, 81-88.
- Jauzein, P. (2001). L'appauvrissement floristique des champs cultivés. In : Perchec, S (ed). Le, Guy, P., Fraval, A. Agriculture et Biodiversité des plantes. *Dossiers de l'Environnement de l'INRA*, 21, 65-78.

- Jay, SC., et Jay, DH. (1993). The effect of kiwifruit (*Actinidia deliciosa* A Chev) and yellow flowered broom (*Cytisus scoparius* Link) pollen on the ovary development of worker honey bees (*Apis mellifera* L). *Apidologie*, 24, 557-563.
- Jean-Prost, P., Le Conte, Y., Médori, P. (2005). *Apiculture, connaître l'abeille, conduire le rucher*. 7^{ème} édition. Paris : Lavoisier, TEC & DOC, 698 p.
- Jeffree, EP., Allen, MD. (1975). The annual cycle of pollen storage by honey bees. *Journal of Economic Entomology*, 50, 211-212.
- Johnson, O., More, D. (2009). Guide Delachaux des arbres d'Europe. Paris : Delachaux et Niestlé, 464 p. (Guide Delachaux).
- Johnson RM, Ellis MD, Mullin CA, Frazier M. (2010). Pesticides and honey bee toxicity – USA. *Apidologie*. 41, 312-331.
- Jules, ES., Shahani, P. (2003). A broader ecological context to habitat fragmentation : why matrix habitat is more important than we thought. *Journal of Vegetation Science*, 14(3), 459-464.
- Julves, P. (1998). *Baseflore. Index botanique, écologique et chorologique de la Flore de France* [en ligne]. Version 2014. Programme Catminat. Disponible sur : <<http://perso.wanadoo.fr/philippe.jumves/catminat.htm>>.
- K**
- Kajobe, R. (2006). Botanical sources and sugar concentration of the nectar collected by two stingless bee species in a tropical African rain forest. *Apidologie*, 38, 110-121.
- Kasiotis, KM., Anagnostopoulos, C., Anastasiadou, P., Machera, K. (2014). Pesticides residues in honeybees, honey and bee pollen by LC MS/MS screening: Reported death incidents in honeybees. *Science of the total Environment*, 485-486, 633-642.
- Kearns, CA., Inouye, D., Waser, NM. (1998). Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 29, 83-112.
- Keller, I., Fluri, P., Imdorf, A. (2005a). Pollen nutrition and colony development in honey bees: part I. *Bee World*, 86, 3-10.
- Keller, I., Fluri, P., et Imdorf, A. (2005b). Pollen nutrition and colony development in honey bees - Part II. *Bee World*, 86, 27-34.
- Kells, AR., Holland, JM., Goulson, D. (2001). The value of uncropped field margins for foraging bumblebees. *Journal of Insect Conservation*, 5, 283-291.
- Kevan, PG. (1999). Pollinators as bioindicators of the state of the environment : species, activity and diversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 74, 373-393.
- Kleijn, D., Berendse, F., Smit, R., Gilissen, N., Smit, J., Brak, B., Groeneveld, R. (2004). Ecological effectiveness of agrienvironment schemes in different agricultural landscapes in the Netherlands. *Conservation Biology*, 18, 775-786.

- Klein, AM., Steffan-Dewenter, I., Tscharnkte, T. (2003). Pollination of Coffea canephora in relation to local and regional agroforestry management. *Journal of Applied Ecology*, 40, 837-845.
- Klein, AM., Vaissière, BE., Cane, JH., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, SA., Kremen, C., Tscharnkte, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. In: *Proceedings of the Royal Society for Biological Sciences*, 274, 303-313.
- Knaffl, H. (1953). Über die Flugweite und Entfernungsmeldung der Bienen. *Zeitschrift für Bienenforschung*, 2, 131-140.
- Kolliker, R., Stadelmann, FJ., Reidy, B., Nosberger, J. (1998). Fertilization and defoliation frequency affect genetic diversity of Festuca pratensis Huds. in permanent grasslands. *Molecular Ecology*, 7(11), 1557-1567.
- Koltowski, Z. (2006). *Honey potential of plants growing under Poland's condition*. Pulawy, Poland: Research Institute of Pomology and Floriculture. Division of Apiculture, 8 p.
- Köppler, K., Vorwohl, G., Koeniger, N. (2007). Comparison of pollen spectra collected by four different subspecies of the honey bee Apis mellifera. *Apidologie*, 38, 341-353.
- Kotliar, NB., Wiens, JA. (1990). Multiple scales and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos*, 59, 253-260.
- Kraus, B., Page, RE. (1995). Effect of Varroa jacobsoni (Mesostigmata: Varroidae) on feral Apis mellifera (Hymenoptera: Apidae) in California. *Environmental Entomology*, 24, 1473-1480.
- Krauss, J., Klein, AM., Steffan-Dewenter, I., Tscharnkte, T. (2004). Effects of habitat area, isolation, and landscape diversity on plant species richness of calcareous grasslands. *Biodiversity and Conservation*, 13 (8), 1427-1439.
- Kremen, C., Ricketts, T. (2000). Global perspectives on pollination disruptions. *Conservation Biology*, 14, 1226-1228.
- Kremen, C., Williams, NM., Thorp, RW. (2002). Crop pollination from native bees at risk from agricultural intensification. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99, 16812-16816.
- Kremen, C., Williams, NM., Bugg, RL., Fay, JP., Thorp, RW. (2004). The area requirements on an ecosystem service: crop pollination by native bee communities in California. *Ecology Letters*, 7, 1109-1119.
- Kremen, C., Williams, NM., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, M., Packer, L., Potts, SG., Roulston, T., Steffan-Dewenter, I., Vázquez, DP., Winfree, R., Adams, L., Crone, EE., Greenleaf, SS., Keitt, TH., Klein, AM., Regetz, J., Ricketts, TH. (2007). Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters*, 10, 299-314.
- Krupke CH, Hunt GJ, Eitzer BD, Andino G, Given K. (2012). Multiple routes of pesticide exposure for honey bees

- living near agricultural fields. *PloS One*, 7, e29268.
- Kumar, J. et Gupta, JK. (1993). Nectar sugar production and honey bee foraging activity in three species of onion (*Allium* species). *Apidologie*, 24, 391-396.
- Kunert, K., Crailsheim, K. (1988). Seasonal changes in carbohydrate, lipid and protein content in emerging worker honeybees and their mortality. *Journal of Apicultural Research*, 27, 13-21.
- ## L
- Laffly, D. (2005). *Approche numérique du paysage : formalisation, enjeux et pratiques de recherche. Du Spitsberg à Madagascar, entre changement climatique global et maladie à transmission vectorielle*. Mémoire d'habilitation à diriger des recherches : Géographie : Université de Franche-Comté, 423 p.
- Laffly, D. (non publié). *Introduction à l'analyse factorielle des correspondances*. Pau: Laboratoire Société, Environnement, Territoire, UMR 5603, 13 p.
- Laffly, D., Orange, D., Van Cu, P., Van Nguyen, T., Van Tran, T. (non publié). *Notes de cours sur les enquêtes, les traitements statistiques et cartographiques*. Toulouse: GEODE, 46 p.
- Lagerh f, J., Stark, J., Svensson, B. (1992). Margins of agricultural field as habitats for pollinating insects. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 40, 117-124.
- Lambert, O., Piroux, M., Payo, S., Thorin, C., Larhantec, M., Delbac, F., Pouliquen, H. (2012). Bees, honey and pollen as sentinels for lead environmental contamination. *Environmental Pollution*, 170, 254-259.
- Lanquetuit, D (coord)., L cole, P (coord)., Tocqu , C (coord)., et al. (2013). Politique agricole commune europ enne, lectures et propositions agronomiques. *Agronomie Environnement & Soci t *. Paris : Association Fran aise d'Agronomie, 162 p.
- Larsen, TH., Williams, NM., Kremen, C. (2005). Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology Letters*, 8, 538-547.
- Lavaud, J. (2009). *L'impact du changement climatique en Midi-Pyr n es. Exemple de la cha ne des Pyr n es*. Toulouse: ARPE, 78 p.
- Le Bris, C., Lesage, J., Verger, S. (2011). *Gestion des d pendances routi res et bordures de champs   l' chelle de la r gion Centre, dans le cadre du Grenelle de l'Environnement et de la Trame Verte et Bleue* [en ligne]. Orl ans: Association Hommes & Territoires, 79 p. Disponible sur : <http://www.donnees.centre.developpement-durable.gouv.fr/etudes/Gestion_bords_routes_Hommes_et_Territoires.pdf>. (Consult  le 25 septembre 2014).
- Le C ur, D., Baudry, J., Burel, F., Thenail, C. (2002). Why and how we should study field boundaries biodiversity in an agrarian landscape context.

- Agriculture, Ecosystems & Environment*, 89, 23-40.
- Lécole, P. (2013). Le verdissement de la PAC en débat : un feu vert pour plus d'environnement [en ligne] ? *Agronomie, Environnement et Société*, 3,1, p. 122-135.
- Le Conte, Y., Navajas, M. (2008). Climate change: impact on honey bee populations and diseases. *Revue Scientifique et Technique – Office International des Epizooties*, 27, 499–510.
- Le Féon, V. (2010). *Insectes pollinisateurs dans les paysages agricoles : approche pluri-échelle du rôle des habitats semi-naturels, des pratiques agricoles et des cultures entomophiles*. Thèse de doctorat : Biologie : Université de Rennes 1, 257 p.
- Le Floch, S., Devanne, AS. (2003). *Qu'entend-on par « fermeture du paysage » ?* Convention cadre « Gestion des Territoires ». Cestats : CEMAGREF, 38 p.
- Legrain, P. (2013). *PAC 2014-2020, résumé des décisions européennes. Les choix français restent à finaliser* [en ligne]. Caen : Pôle régional d'économie et de prospective des chambres d'agriculture de Normandie, 4 p. Disponible sur : <http://www.normandie.chambagri.fr/pac_2014/reglement-commission.pdf> (Consulté le 03 février 2014).
- Lemieux, G. (1990). *Le bois raméal et la pédogénèse : une influence agricole et forestière directe*. Québec : Université Laval, 28 p.
- Lequet, L. (2010). Du nectar à un miel de qualité: controles analytiques du miel et conseils pratiques à l'intention de l'apiculteur amateur. Thèse de doctorat n° 085: Médecine, Pharmacie : Université Claude-Bernard-Lyon 1, École Nationale Vétérinaire de Lyon, 195 p.
- Levin, MD. (1961). Distribution of foragers from honey bee colonies placed in the middle of a large field of alfalfa. *Journal of Economic Entomology*, 54, 431-434.
- Levrel, H. (2007). Quels indicateurs pour la gestion de la biodiversité ? In Weber, J (ed.). *Cahier de l'IFB*. Paris : Institut Français de la Biodiversité, 99 p.
- Lévy, J. (dir.), Lussault, M. (dir.). (2013). *Dictionnaire de la géographie et de l'espace des sociétés*. Paris : Belin, 1033 p.
- Li, H., Reynolds, JF. (1995). On definition and quantification of heterogeneity. *Oikos*, 73, 280-284.
- Liagre, F. (2006). *Les haies rurales. Rôles, création, entretien*. Paris : France Agricole, 319 p.
- Lindborg, R., Eriksson, O. (2004). Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology*, 87 (7), 1840-1845.
- Loublier, Y. (2010). Utilisation de l'abeille domestique comme bio-indicateur en zone urbaine à St Denis. *Le biodiversitaire*, 4, 75-78.
- Louveaux, J. (1958a). Recherches sur la récolte du pollen par les abeilles (*Apis mellifica*. L). *Annales des abeilles*, 3, 113-188.
- Louveaux, J. (1958b). Recherches sur la récolte du pollen par les abeilles

- (*Apis mellifica*. L). *Annales des abeilles*, 4, 197-221.
- Louveaux J. (1959). Recherche sur la récolte de pollen par les abeilles (*Apis Mellifica* L). *Annales des Abeilles*, 1, 13-48.
- Louveaux, J., Maurizio, A., Vorwohl, G. (1970). Commission internationale de botanique apicole de l'UISB. Les méthodes de la méliissopalynologie. *Apidologie*, 1(2), 211-227.
- Louveaux, J., Maurizio, A., Vorwohl, G. (1978). Methods of melissopalynology. *Bee World*, 59, 139-157.
- Luginbühl, Y. (2009). *Note de synthèse sur les indicateurs de paysage*. Paris : SINP, LADYSS, 12 p. Disponible sur : <[http://www.developpement-durable.gouv.fr/IMG/DGALN/synth%C3%A8se%20indicateurs%20paysage%20YL .pdf](http://www.developpement-durable.gouv.fr/IMG/DGALN/synth%C3%A8se%20indicateurs%20paysage%20YL.pdf)>, (Consulté le 18 août 2014).
- Luoto, M., Pykala, J., Kuussaari, M. (2003). Decline of landscape-scale habitat and species diversity after the end of cattle grazing. *Journal for Nature Conservation*, 11 (3), 171-178.
- ## M
- Makeschin, F. (1997). Earthworms (*Lumbricidae*: *Oligochaeta*): Important promoters of soil development and soil fertility. In : Benckiser, G (ed). *Fauna in soil ecosystems : recycling, processes, nutrient fluxes and agricultural production*. USA, New York: Marcel Dekker Inc, pp. 173-223.
- Malone, LA., Pham-Delègue, MH. (2001). Effects of transgene products on honey bees (*Apis mellifera*) and bumblebees (*Bombus* sp.). *Apidologie*, 32, 287-304.
- Manning R., Rutkay A., Eaton L., Dell B. (2007). Lipid-enhanced pollen and lipid-reduced flour diets and their effect on the longevity of honey bees (*Apis mellifera* L.). *Australian Journal of Entomology*, 46, 251-257.
- MAP (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche). (février 2009). *Objectif Terres 2020 : pour un nouveau modèle agricole français* [en ligne]. Paris : MAP, 45 p. Disponible sur : <http://agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/Agirbis_plan.pdf> (Consulté le 03 mars 2014).
- MAP (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche). (septembre 2008). *Ecophyto 2018* [en ligne]. Paris : MAP, 21 p. Disponible sur : <http://agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/PLAN_ECOPHYTO_2018.pdf> (Consulté le 03 mars 2014).
- Martel, AC., Zeggane, S., Aurières, C., Drajnudel, P., Faucon, JP., Aubert, M. (2007). Acaricide residues in honey and wax after treatment of honey bee colonies with Apivar® or Asuntol® 50. *Apidologie*, 35, 534-544.
- Martin, SJ., Ball, BV., Carreck, NL. (2010). Prevalence and persistence of deformed wing virus (DWV) in untreated or acaricidetreated Varroa destructor infested honey bee (*Apis mellifera*) colonies. *Journal of Apicultural Research*, 49, 72-79.
- Mathevet, R., Poulin, B. (2006). De la biologie à la géographie de la conservation In: L'espace méditerranéen :

- interface ou espace intermédiaire ? / Le géographe, l'écologie et la protection de la nature. *Bulletin de l'Association de géographes français*, 83e année, 3, 341-354.
- Mattila, HR., Seeley, TD. (2007). Genetic diversity in honey bee colonies enhances productivity and fitness. *Science*, 317, 362-364.
- Mattila, HR., Smith, BH. (2008). Learning and memory in workers reared by nutritionally stressed honey bee (*Apis mellifera* L.) colonies. *Physiology & Behavior*, 95, 609-616.
- Maurizio, A. (1954). Pollen: its composition, collection, utilization and identification. *Bee world*, 35, 49-50.
- Maxim, L., Van Der Sluijs, JP. (2010). Expert explanations of the honey bee losses in areas of extensive agriculture in France: Gaucho ® compared with other supposed causal factors [en ligne]. *Environmental Research Letters*, 5, 014006. Disponible sur : <<http://dx.doi.org/10.1088/1748-9326/5/1/014006>>. (Consulté le 3 juillet 2014).
- Mayack, C., Naug, D. (2009). Energetic stress in the honeybee *Apis mellifera* from *Nosema ceranae* infection. *Journal of Invertebrate Pathology*, 100, 185-188.
- Mazoyer, M., Roudart, L. (2002). *Histoire des agricultures du monde, du néolithique à la crise contemporaine*. Paris : Seuil, 705 p. (Histoire).
- McCollin, D., Jackson, JI., Bunce, RGH., Barr, CJ., Stuart, R. (2000). Hedgerows as habitat for woodland plants. *Journal of Environmental Management*, 60, 77-90.
- McGarigal, K., Cushman, SA., Ene, E. (2012). FRAGSTATS v.4.2: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. Available at the following Disponible sur: <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>.
- McGarigal, K. (Juin 2014). *Fragstat help* [en ligne]. Amherst : University of Massachusetts, 182 p. Disponible sur : http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/documents/fragstats_help.4.2.pdf.
- McGregor, SE. (1976). Insect pollination of cultivated crop-plants. U.S.D.A. *Agriculture Handbook*, 496, 93-98.
- McLaughlin, A., Mineau, P. (1995). The impact of agricultural practices on biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 55 (3), 201-212.
- MEA (Millenium Ecosystem Assessment). (2005). *Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis* [en ligne]. Washington DC: Island Press, 155 p. <<http://www.milleniumpassessment.org/documents/document.356.aspx.pdf>> (Consulté le 03 mars 2014).
- MEDDE (Ministère de l'Ecologie, du Développement Durable et de l'Energie). (2011). *Nomenclature Corine Land Cover Europe* [en ligne]. Disponible sur : <<http://www.statistiques.developpement-durable.gouv.fr/donnees-ligne/t/nomenclature.html?tx>>

- ttnews[ttnews]=11270&cHash=3ea1052d98defb77a7edd1866f134b27>.
(Consulté en Décembre 2010; dernière actualisation le 1 Avril 2011).
- Medrzycki, P., Montanari, R., Bortolotti, L., Sabatini, AG., Maini, S., Porrini, C. (2003). Effects of imidacloprid administered in sublethal doses on honey bee behaviour. Laboratory tests. *Bulletin of Insectology*, 56, 59-62.
- Meerts, P. (1993). La régression des plantes messicoles en Belgique . In : Faut-il sauver les mauvaises herbes ? *Actes du colloque de Gap, 9-12 juin 1993*. Gap, France : Conservatoire Botanique de Gap-Charance, pp. 49-55.
- Mehdil, L., Di Pietro, F. (2009). L'espace vert public, lieu d'interactions entre société et biodiversité [en ligne]. Projets de Paysage. Disponible sur: <http://www.projetsdepaysage.fr/fr/l'espace_vert_public_lieu_d_interactions_entre_societe_et_biodiversite>. (Consulté le 26 novembre 2010).
- Meixner, MD., Worobik, M., Wilde, J., Fuchs, S., Koeniger, N. (2007). *Apis mellifera mellifera* in eastern Europe - morphometric variation and determination of its range limits. *Apidologie*, 38, 191-197.
- Memmott, J., Waser, NM., Price, MV. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. In: *Proceedings of the Royal Society B: Biological Science*, 271, 2605-2611.
- Menzel, R., Mercer, A. (1987). *Neurobiology and behavior of honeybees*. Berlin: Springer Verlag, 334 p.
- Mérot, P. (1999). The influence of hedgerow systems on the hydrology of agricultural catchments in a temperate climate. *Agronomie*, 19, 655-669.
- Mérot, P., Viaud, V., Grimaldi, C. (2004). Haie et qualité des eaux. *Forêt Entreprise*, 159, 30-33.
- Michener, CD. (2007). *The bees of the world*, 2nd ed. Baltimore, USA: John Hopkins University Press, 992 p.
- Mildén, M., Münzbergová, Z., Herben, T., Ehrlén, J. (2006). Metapopulation dynamics of a perennial plant, *Succisa pratensis*, in an agricultural landscape. *Ecological Modelling*, 199(4), 464-475.
- Miranda, JR. (de), Cordoni, G., Budge, G. (2010). The Acute Bee Paralysis virus Kashmir Bee Virus Israeli Acute Paralysis Virus Complex. *Journal of Invertebrate Pathology*, 103, S30-S47.
- Mitchell, G., May, A., McDonald, A. (1995). Picabue – a Methodological Framework for the Development of Indicators of Sustainable Development. *International Journal of Sustainable Development and World Ecology*, 2 (2), 104-123.
- Moore, PD., Webb, JA., Collinson, ME. (1991). *Pollen analysis*. 2^{ème} édition. Oxford-London-Edinburgh-Malden-Victoria-Paris: Blackwell Science, 216 p.
- Morais, M., Moreira, L., Feas, X., Estevinho, LM. (2011). Honeybee-collected pollen from five Portuguese Natural Parks: Palynological origin, phenolic content, antioxidant properties and antimicrobial

- activity. *Food and Chemical Toxicology*, 49, 1096-1101.
- Moreau, M. (2005). *Dynamique des paysages végétaux depuis la fin du petit âge glaciaire au spitsberg (79°N). Analyse intégrée de la reconquête végétale des marges proglaciaires*. Thèse de doctorat : Géographie, Université Blaise Pascal – Clermont-Ferrand II, 421 p.
- Moreno, CE., Sanchez-Rojas, G., Pineda, E., Escobar, F. (2007). Shortcuts for biodiversity evaluation : a review of terminology and recommendations for the use of target groups, bioindicators and surrogates. *International Journal of Environment and Health*, 1 (1°, 71-86.
- Moritz, B., Crailsheim, K. (1987). Physiology of protein digestion in the midgut of the honeybee (*Apis mellifera* L.), *Journal of Insect Physiology*, 33, 923–931.
- Moritz, RFA., Kraus, FB., Kryger, P., Crewe, RM. (2007). The size of wild honeybee populations (*Apis mellifera*) and its implications for the conservation of honeybees. *Journal of Insect Conservation*, 11, 391-397.
- Mullin, CA., Frazier, M., Frazier, JL., Ashcraft, S., Simonds, R., Van Engelsdorp, D., Pettis, JS. (2010). High Levels of Miticides and Agrochemicals in North American Apiaries: Implications for Honey Bee Health. *Plos One*, 5, 3, e9754.
- Naug, D. (2009a). Nutritional stress due to habitat loss may explain recent honeybee colony collapses. *Biological Conservation*, 142, 2369-2372.
- Naug, D., Gibbs, A. (2009b). Behavioral changes mediated by hunger in honeybees infected with *Nosema ceranae*. *Apidologie*, 40, 595–599.
- Néron, F. (2011). *Petit précis d'agriculture : de la politique à la technique*. Paris : France Agricole, 415 p.
- Neumann, P., Elzen, PJ. (2004). The biology of the small hive beetle (*Aethina tumida*, *Coleoptera: Nitidulidae*): gaps in our knowledge of an invasive species. *Apidologie*, 35, 229–247.
- Nguyen, VN. (1999). Effect of protein nutrition and pollen supplementation of honey bee (*Apis mellifera* L.), colonies on characteristics of drones with particular reference to sexual maturity. *The Australasian Beekeeper*, 101, 374–375, 419–425.
- Nguyen, BK., Ribiere, M., Van Engelsdorp, D., Snoeck, C., Saegerman, C., Kalkstein, AL., Schurr, F., Brostaux, Y., Faucon, JP., Haubruge, E. (2011). Effects of honey bee virus prevalence, Varroa destructor load and queen condition on honey bee colony survival over the winter in Belgium. *Journal of Apicultural Research*, 50, 195-202.
- Nicolson, SW. (2009). Water homeostasis in bees, with the emphasis on sociality. *Journal of Experimental Biology*, 212, 429–434.
- Núñez, JA., Giurfa, M. (1996). Motivation and regulation of honey bee foraging. *Bee World*, 77, 182–196.

N

O

- Ockinger, E., Smith, HG. (2007). Semi-natural grasslands as population sources for pollinating insects in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 44, 50-59.
- Odoux, JF., Lamy, H., Aupinel, P. (2004). L'abeille récolte-t-elle du pollen de maïs et de tournesol? *LSA*, 201, 187-193.
- Odoux, JF., Lamy, H., Tamic, T., Chabirand, M., Girardeau, A., Minier, F., Tasei, JN., Aupinel, P. (2005). *APIBOTANICA. Inventaire palynologique et botanique apicole* [en ligne]. Lusignan : INRA, Unité Expérimentale d'Entomologie. Disponible sur : <guenievre.lusignan.inra.fr/entomologie/>.
- Odoux, JF., Feuillet, D., Aupinel, P., Loublier, Y., Tasei, JN., Mateescu, C. (2012). Territorial biodiversity and consequences on physico-chemical characteristics of pollen collected by honey bee colonies. *Apidologie*, 43, p. 561-575. Doi : 10.1007/s13592-012-0125-1.
- Odoux, JF., Aupinel, P., Gateff, S., Requier, F., Henry, M., Bretagnolle, V. (2014). ECOBEE: a tool for long-term honey bee colony monitoring at the landscape scale in West European intensive agroecosystems. *Journal of Apicultural Research*, 53 (1), 57-66.
- Oldroyd, BP. (2007). What's killing american honey bees ? *PloS Biology*, 5 (6), e168.
- Oldroyd, BP., Fewell, JH. (2007). Genetic diversity promotes homeostasis in insect colonies. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 408-413.
- Oldroyd, BP., Nanork, P. (2009). Conservation of Asian honey bees. *Apidologie*, 40, 296-312.
- Olivereau, F. (1996). Les plantes messicoles des plaines françaises. *Le Courrier de l'Environnement*, 28, 5-18.
- Office National de la Chasse (ONCFS). (1988). Valeur actuelle pour la faune des éléments fixes du paysage. *Bulletin mensuel*, 125 (47), 6 p.
- Osborne, JL., Martin, AP., Shortall, CR., Todd, AD., Goulon, D., Knight, ME., Hale, RJ, Sanderson, RA. (2008). Quantifying and comparing bumblebee nest densities in gardens and countryside habitats. *Journal Applied Ecology*, 45, 784-792.
- O'Neal, RJ., Waller, GD. (1984). On the pollen harvest by the honey bee (*Apis mellifera* L.) near Tucson, Arizona (1976-1981). *Desert Plants*, 6, 81-109.

P

- Pacha, MJ., Petit, S. (2008). The effect of landscape structure and habitat quality on the occurrence of *Geranium sylvaticum* in fragmented hay meadows. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 123, 1-3, 81-87.
- Pagès, J. (2010). *Statistique générale pour utilisateur : 1-Méthodologie*. 2^{ème} édition. Rennes : Presses Universitaires de Rennes, 264 p.
- Pankiw T., Waddington, KD., Page, RE, Jr. (2001). Modulation of sucrose response thresholds in honey bees (*Apis mellifera* L.): influence of

- genotype, feeding and foraging experience. *Journal of Comparative Physiology.A*, 187: 293-301.
- Pankiw, T. (2007). Brood pheromone modulation of pollen forager turnaround time in the honey bee (*Apis mellifera* L.). *Journal of Insect Behavior*, 20, 173-180.
- Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J.K., Thomas, C.D., Descimon, H., Huntley, B., Kaila, L., Kullberg, J., Tammaru, T., Tennent, W.J., Thomas, J.A., Warre, M. (1999). Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, 399, 579–583.
- Pauw, A. (2007). Collapse of a pollination web in small conservation areas. *Ecology*, 88, 1759–1769.
- Perez, J.L., Higes, M., Suarez, M., Llorente, J., Meana, A. (2001). Easy ways to determine honey bee mortality using dead-bee traps. *Journal of Apicultural Research*, 40 (1), 25-28.
- Pernal, S.F. et Currie, R.W. (2000). Pollen quality of fresh and 1-year-old single pollen diets for worker honey bees (*Apis mellifera* L.). *Apidologie*, 31, 387-409.
- Pernal, S.F., et Currie, R.W. (2001). The influence of pollen quality on foraging behavior in honeybees (*Apis mellifera* L.). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51, 53-68.
- Pernal, S.F. et Currie, R.W. (2002). Discrimination and preferences for pollen-based cues by foraging honeybees, *Apis mellifera* L. *Animal Behaviour*, 63, 369-390.
- Persson, A.N. (2011). *Effects of landscape context on populations of bumblebees*. Doctoral Thesis: Animal Ecology, Department of Biology, Lund University, 134 p.
- Pettis, J.S., Van Engelsdorp, D., Johnson, J., Dively, G. (2012). Pesticide exposure in honey bees results in increased levels of the gut pathogen Nosema. *Naturwissenschaften*, 99, 153-8.
- Pflimlin, A. (Coord.). (1997). *Sécheresse, gérer les risques. Analyse sur deux décennies. Méthode et exemples de scénarios d'adaptation par grandes zones d'élevage*. Paris : Institut de l'élevage, 113 p. (Dossier spécial).
- Pflumm, W. (1969). Correlations between preening behaviour and foraging tendency in the honeybee. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 64, 1–36.
- Pham-Delègue, M.H., Loublier, Y., Ducruet, V., Douault, P., Marilleau, R., Etiévant, P. (1994). Caractérisation de signaux chimiques impliqués dans les relations plantes-abeilles domestiques. *Grana*, 33 (4-5), 184-190.
- Piana, M.L., Persano-Oddo, L., Bentabol, A., Bruneau, E., Bogdanov, S., Guyot-Declerck, C. (2004). Sensory analysis applied to honey : state of the art. *Apidologie*, 35, S26-S37.
- Plantureux, S., Peeters, A., McCracken, D. (2005). Biodiversity in intensive grasslands : effect of management, improvement and challenges. *Agronomic Research*, 3, 1543-164.
- Pohorecka, K., Skubida, P. (2004). Healthfulness of honeybee colonies (*Apis mellifera* L.) wintering on the stores with addition of honeydew

- honey. *Bulletin of Veterinary Institute in Pulawy*, 48, 409-413
- Pointereau, P. (2001). Evolution du linéaire de haies en France durant les 40 dernières années : l'apport et les limites des données statistiques. Toulouse: Solagro, 8p. Disponible sur : <http://www.solagro.org/site/imuser/159haiesburmingham.pdf> (Consulté le 15 janvier 2014).
- Pointereau, P., Bazile, D. (1995). *L'arbre des champs : haies, alignements et prés-vergers ou l'art du bocage*. Toulouse : Solagro, 150 p.
- Pointereau, P., Bisault, L. (2007). *La monoculture et ses dangers pour l'environnement, trente ans de paysages agricoles* [en ligne]. Toulouse : Solagro, 4 p. Disponible sur : http://www.solagro.org/site/imuser/206okles_dangers_de_la_monoculture1.pdf (Consulté le 7 janvier 2014).
- Pointereau, P., Herzog, F. (2010). *Biodiversité et évaluation environnementale. Elaborer des indicateurs de biodiversité adaptés aux acteurs agricoles : le projet Biobio* [en ligne]. Toulouse : Solagro, 10 p. <<http://www.solagro.org/site/295.html>> (Consulté le 24 juin 2014).
- Pointereau, P., Meiffren, I. (2000). *Arbres et eaux, rôle des arbres champêtres*. Toulouse : Solagro, 30 p.
- Popovici, DC., Crainiceanu, E., Bistean, DS., Colibar, O. (2007). Study of melliferous plants in the Pogonici river valley and in the neighbouring area of berini (Timis county). *Lucrari stintifice medicina veterinaria*, 4, 46-50.
- Pottier, E., Michaud, A., Farrié, J.P., Plantureux, S., Baumont, R. (2012). Les prairies permanentes françaises au cœur d'enjeux agricoles et environnementaux. *Innovations Agronomiques*, 25, p. 85-97.
- Potts, SG., Vulliamy, B., Robert, S., O'Toole, C., Dafni, A., Neeman, G., Willmer, P. (2005). Role of nesting resources in organising diverse bee communities in a Mediterranean landscape. *Ecological Entomology*, 30, 78-85.
- Potts, SG., Roberts, SPM., Dean, R., Marris, G., Brown, MA., Jones, R., Neumann, P., Settele, J. (2010a). Declines of managed honey bees and beekeepers in Europe. *Journal of Apicultural Research*, 49 (1), 15-22.
- Potts, SG., Biesmeijer, JC., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., Kunin, WE. (2010b). Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 345-353.
- Pouvreau, A. (2004). *Les insectes pollinisateurs*. Paris: Delachaux & Niestlé, 189 p. (La bibliothèque du naturaliste).
- Price, MV., Waser, NM. (1998). Effects of experimental warming on plant reproductive phenology in a subalpine meadow. *Ecology*. 79, 1261-1271.
- Pumain, D., Saint-Julien, T. (2005). L'analyse spatiale, localisations dans l'espace. 3^{ème} édition. Paris: Armand Colin, 137 p.
- Purtauf, T., Roschewitz, I., Dauber, J., Thies, C., Tschardtke, T., Wolters, V. (2005). Landscape context of organic and conventional farms:

Influences on carabid beetle diversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 108 (2), 165-174.

Pykälä, J. (2004). Cattle grazing increases plant species richness of most species trait groups in mesic semi-natural grasslands. *Plant Ecology*, 175, 217-226.

R

Rameau, J (Dir.), Guibal, L., Bissardon, M. (1996). *Corine Biotopes: Version originale des types d'habitats français*. Nancy: ENGREF, 175 p.

Rameau, JC., Mansion, D., Dumé, G., Timbal, J., Lecoite, A., Dupont, P., Keller, R. (2009). *Flore forestière française, guide écologique illustré: 1 plaines et collines*. Milan : Institut pour le développement forestier, 1784 p.

Rands, SA., et Whitney, HM. (2010). Effects of pollinator density-dependent preferences on field margin visitations in the midst of agricultural monocultures: A modelling approach. *Ecological Modelling*, 221, 1310-1316.

Ratnieks, FLW., Carreck, NL. (2010). Clarity on Honey Bee Collapse ? *Science*, 327, 152-153.

Reclus, E. (1866). Du sentiment de la nature dans les sociétés modernes. *Revue des deux mondes*, 332 -384.

Regnault, H. (dir.), Sartre, XA. de (dir.), Regnault-Roger, C. (2012). *Les révolutions agricoles en perspective*. Paris : France Agricole, 189 p.

Reidesma, P., Tekelenburg, T., van den Berg, M., Alkemade, JRM. (2006). Impacts of land-use change on

biodiversity: an assessment of agricultural biodiversity in the European Union. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 114 (1), 86-102.

Reille, M. (1992). *Pollens et spores d'Europe et d'Afrique du Nord. Atlas photographique*. Marseille : Laboratoire de Botanique Historique et Palynologique, URA-1152 CNRS, 520 p.

Requier, F. (2013). *Dynamique spatio-temporelle des ressources florales et et écologie de l'abeille domestique en usage agricole intensif*. Thèse de doctorat : Biologie de l'Environnement, des Populations, Écologie : Université de Poitiers, 202 p.

Retschnig, G., Neumann, P., Williams, GR. (2014). Thiacloprid – Nosema Ceranae interactions in honey bees: host survivorship but not parasite reproduction is dependent on pesticide dose. *Journal of Invertebrate Pathology*, 118, 18-19.

Reverdy, G. (2007). *Les routes de France du XX e siècle : 1952-2000*. Paris : Presse de l'Ecole Nationale des Ponts et Chaussées, 252 p.

Rhoné, F., Laffly, D., Maire, E., Briane, G., Guillaume, S., Britten, V. (2013). Phenological evolution of nectar and pollen plants mobilized by the honeybee *Apis mellifera* L. within agricultural landscape structures in Gers (32, France): the woody component role. *Proceedings of the XXXXIII^e Apimondia International Congress* (29/09 – 04/10), Kyiv, Ukraine.

Rhoné, F., Laffly, D., Maire, E., Briane, G., Guillaume, S. & Britten, V. (à paraître) Evolution phénologique

- des ressources nectarifères et pollinifères mobilisées par l'abeille domestique *Apis mellifera* L. au sein de structures paysagères agricoles du Gers (32, France): le rôle de la composante ligneuse. In : Laffly, D (dir.), Maire, E (Dir.). (Sous presse). *Abeille & paysages*. Paris : Quae.
- Rhoné, F., Maire, E., Laffly, D., Briane, G., Guillaume, S. & Britten, V. (soumis). The woody component's strategic role for the honeybees (*Apis mellifera* L.) nutritional needs in agricultural landscapes, South West France. *Regional Environmental Change*.
- Ribière, M., Olivier, V., Blanchard, P. (2010). Chronic Bee paralysis: A disease and a virus like no other ? *Journal of Invertebrate Pathology*, 103, S120-131.
- Ricciardelli D'Albore, G., Persano Oddo, LG. (1978). *Flora apistica italiana*. Firenze : Istitutos perimentale per la zoologi agraria, 286 p.
- Ricciardelli D'Albore, G. (1998). *Mediterranean melissopalynology*. Perugia : Università degli studi di perugia, Facoltà di agraria, Istituto di entomologia agraria, 466 p.
- Ricketts, TH. (2004). Tropical forest fragments enhance pollinator activity in nearby coffee crops. *Conservation Biology*, 18, 1262-1271.
- Ricketts, TH., Daily, GC., Ehrlich, PR., Michener, CD. (2004). Economic value of tropical forest to coffee production. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 12579-12582.
- Ricketts, TH., Regetz, J., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, SA., Kremen, C., Bogdanski, A., Gemmill-Herren, B., Greenleaf, SS., Klein, AM., Mayfield, MM., Morandin, LA., Ochieng', A., Potts, SG., Viana, BF. (2008). Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? *Ecology Letters*, 11, 499-515.
- Rinderer, TE., Baxter, JR. (1978). Effect of empty comb on hoarding behaviour and honey production of the honey bee. *Journal of Economic Entomology*, 71, 757-759.
- Robert, P., Rey, A., Rey-Debove, J. (1977). *Le Petit Robert, Dictionnaire de la langue française*. Paris : Dictionnaires le Robert, 2171 p.
- Robert, M., Saugier, B. (2003). Contribution of terrestrial ecosystem to carbon sequestration. *Geoscience*, 335 (6-7), 577-595.
- Rodinson, GE. (1992). Regulation of division of labor in insect societies. *Annual Revue of Entomology*, 37, 637-665.
- Rollin, O., Bretagnolle, V., Decourtye, A., Aptel, J., Michel, N., Vaissière, B. E., Henry, M. (2013). Differences of floral resource use between honey bees and wild bees in an intensive farming system. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 179, 78-86.
- Rortais, A., Arnold, G., Halm, M. P., Touffet-Briens, F. (2005). Modes of honeybees exposure to systemic insecticides: estimated amounts of contaminated pollen and nectar consumed by different categories of bees. *Apidologie*, 36, 71-83.
- Roschewitz, I., Gabriel, D., Tschardtke, T., Thies, C. (2005). The effects of

landscape complexity on arable weed species diversity in organic and conventional farming. *Journal of Applied Ecology*, 42 (5), 873-882.

Roulston, TH., et Cane, JH. (2000). Pollen nutritional content and digestibility for animals. *Plant Systematics and Evolution*, 222, 187-209.

Rougerie, G., Beroutchachvili, N. (1991). *Géosystèmes et paysages, bilan et methods*. Paris : Armand Collin, 299 p. (Collection U, Géographie).

Russell, S., Barron, AB., Harris, D. (2013). Dynamic modelling of honey bee (*Apis mellifera*) colony growth and failure. *Ecological Modelling*, 265, 158-169.

S

Sabo, M., Potocnjak, M., Banjari, I., Petrovic, D. (2011). Pollen analysis of honeys from Varazdin County, Croatia. *Turkish Journal of Botany*, 35, 581-587.

Saddier, M. (2008). Pour une filière apicole durable. Les abeilles et les pollinisateurs sauvages. *Rapport au Premier Ministre F. Fillon*. 64 p.

Sagili, RR., et Pankiw, T. (2007). Effects of protein constrained brood food on honey bee (*Apis mellifera* L.) pollen foraging and colony growth. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61, 1471-1478.

Sammataro, D., Gerson, U., Needham, G. (2000). Parasitic mites of honey bees: Life history, implications, and impact. *Annual Review of Entomology*, 45, 519-548.

Sarthou, JP., Ouin, A., Arrignon, F., Barreau, G., Bouyjou, B. (2005). Landscape

parameters explain the distribution and abundance of *Episyrphus balteatus* (Diptera : Syrphidae). *European Journal of Entomology*, 102 (3), 539-545.

Saule, M. (2002). *La grande flore illustrée des Pyrénées*. Cahors : Milan, 730 p.

Schaller, N. (2012). La diversification des assolements en France : intérêts, freins et enjeux. *Analyse*, 51, p. 1-4.

Schauer, T., Caspari, C. (2009). *Guide Delachaux des plantes par la couleur : 1150 fleurs, graminées, arbres et arbustes*. Paris : Delachaux et Niestlé, 496 p. (Les guides du naturaliste).

Scheiner, R., Page, RE., Erber, J. (2004). Sucrose responsiveness and behavioral plasticity in honey bees (*Apis mellifera*). *Apidologie*, 35, 133-142.

Schmickl, T., Crailsheim, K. (2001). Cannibalism and early capping: strategies of honeybee colonies in times of experimental pollen shortages. *Journal of Comparative Physiology A*, 187, 541-547.

Schmickl, T., Crailsheim, K. (2002). How honeybees (*Apis mellifera* L.) change their broodcare behaviour in response to non-foraging conditions and poor pollen conditions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51, 415-425.

Schmickl, T., Crailsheim, K. (2004). Inner nest homeostasis in a changing environment with special emphasis on honey bee brood nursing and pollen supply. *Apidologie*, 35, 249-263.

Schmid-Hempel, P., Kacelnik, A., Houston, AI. (1985). Honeybees maximize

- p>
efficiency by not filling their crop,
- Behavioral Ecology and Sociobiology*
- , 17, 61–66.
- Schmidt, JO. (1984). Feeding preference of *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae): individual versus mixed pollen species. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 57, 323–327.
- Schmidt, JO., Thoenes, C., Levin, MD. (1987). Survival of honey bees, *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae), fed various pollen sources. *Journal of Economic Entomology*, 80, 176–183.
- Schmidt, LS., Schmidt, JO., Rao, H., Wang W., Xu, L. (1995). Feeding preference of young worker honey bees (Hymenoptera: Apidae) fed rape, sesame, and sunflower pollen. *Journal of Economic Entomology*, 88, 1591-1595.
- Schneider, SS., McNally, LC. (1993). Spatial foraging patterns and colony energy status in the African honey bee, *Apis mellifera scutellata*. *Journal of Insect Behaviour*, 6, 196-210.
- Schulz, DJ., Huang, ZH., Robinson, GE. (1998). Effects of colony food shortage on behavioral development in honey bees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 42, 295-303.
- Schweiger, O., Maelfait, JP., Van Wingerden, W., Hendrickx, F., Billeter, R., Speelmans, M., Augenstein, I., Aukema, B., Aviron, S., Bailey, D., Bukacek, R., Burel, F., Diekötter, T., Dirksen, J., Frenzel, M., Herzog, F., Liira, J., Roubalova, M., Bugter, R. (2005). Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscapes across organizational levels and spatial scales. *Journal of Applied Ecology*, 42(6), 1129-1139.
- Schweiger, O., Biesmeijer, JC., Bommarco, R., Hickler, T., Hulme, PE., Klotz, S., Kühn, I., Moora, M., Nielsen, A., Ohlemüller, R., Petanidou, T., Potts, SG., Pyšek, P., Stout, JC., Sykes, MT., Tscheulin, T., Vilà, M., Walther, GR., Westphal, C., Winter, M., Zobe, M., Settele, J. (2010). Multiple stressors on biotic interactions: how climate change and alien species interact to affect pollination. *Biological Reviews*, 85 (4), 777-795.
- Seeley, TD. (1985). *Honeybee Ecology*. USA, Princeton: Princeton University Press, 201 p.
- Seeley, TD., et Visscher, PK. (1985). Survival of honeybees in cold climates - The critical timing of colony growth and reproduction. *Ecological Entomology*, 10, 81-88.
- Seeley, TD. (1986). Social foraging by honeybees: how colonies allocate foragers among patches of flowers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19, 343-354.
- Seeley, TD., Camazine, S., Sneyd, J. (1991). Collective decision-making in honey bees: how colonies choose among nectar sources. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28, 277-290.
- Seeley, TD. (1995). *The wisdom of the hive: the social physiology of honey bee colonies*. Cambridge: Harvard University Press, 295 p.
- Segonds, J (coord). (2008). Clé des genres et espèces végétales de la flore du Gers. Pavie : ABG, 292 p.

- Sepp, K., Mikk, M., Mand, M., Truu, J. (2004). Bumblebee communities as an indicator for landscape monitoring in the agrienvironmental programme. *Landscape and Urban Planning*, 67, 173-183.
- Seppelt, R., Lautenbach, S., Volk, M. (2013). Identifying trade-offs between ecosystem services, land use and biodiversity: a plea for combining scenario analysis and optimization on different spatial scales. *Current opinion in Environmental Sustainability*, 5, 458-463.
- Servolin, C. (1985). Politiques Agricoles. In Grawitz, M. (dir.), Leca, J. (dir.), *Traité de science politique*. Tome IV. Paris : PUF, pp. 155-260.
- Shuel, RW. (1964). L'influence des facteurs externe sur la production du nectar. *Annales de l'Abeille*, 7 (1), 5-12.
- Shurb, M. (2003). *Birds, Scythes and Combines : A history of Birds and Agricultural Change*. New York, U.S.A.: Cambridge University Press, 382 p.
- Silberfeld, T., Reeb, C., Doux, Y. (2013). Guide des plantes mellifères, 200 plantes de France et d'Europe. Paris : Delachaux et Niestlé, 255 p.
- Singh, RP., Singh, PN. (1996). Amino acid and lipid spectra of larvae of honey bee (*Apis cerana* Fabr) feeding on mustard pollen. *Apidologie*, 27, 21-28.
- Sirven, B., Poulle, F., Joffre, L., Dellas, D., Canet, A. (2004). *Paysages du Gers*. Rodez : Éditions du Rouergue, 265 p.
- Söderström, B., Svensson, B., Vessby, K., Glimskar, A. (2001). Plants, insects and birds in semi-natural pastures in relation to local habitat and landscape factors. *Biodiversity and Conservation*, 10, 1839-1863.
- Soland-Reckeweg, G., Heckel, G., Neumann, P., Fluri, P., Excoffier, L. (2009). Gene flow in admixed populations and implications for the conservation of the Western honeybee, *Apis mellifera*. *Journal of Insect Conservation*, 13, 317-328.
- Soltner, D. (1995). *L'arbre et la haie. Pour la production agricole, pour l'équilibre écologique et le cadre de vie rurale*. 10^{ème} ed. Bressuire, France : Sciences et Techniques Agricoles, 208 p.
- Somerville, DC. (2001). *Nutritional value of bee collected pollens*. Barton, Australia : NSW Agriculture, Rural Industries Research and Development Corporation, 176 p.
- Soroker, V., Hetzroni, A., Yakobson, B., David, D., David, A., Voet, H., Slabezki, Y., Efrat, H., Levski, S., Kamer, Y., Klinberg, E., Zioni, N., Inbar, S., Chejanovsky, N. (2011). Evaluation of colony losses in Israel, in relation to the incidence of pathogens and pests. *Apidologie*, 42 (2), 192-199.
- Southwick, EE., et Southwick Jr, L. (1992). Estimating the economic value of honey bees (*Hymenoptera : Apidae*) as agricultural pollinators in the United States. *Journal of Economic Entomology*, 85, 621-633.
- Spiewok, S., Neumann, P. (2006). Infestation of commercial bumblebee (*Bombus impatiens*) field colonies by small hive beetles (*Aethina tumida*). *Ecological Entomology*, 31, 623-628.

- Srinivasan, MV. (2010). Honey Bees a model for vision, perception and cognition. *Annual Review of Entomology*, 55, 267-284.
- Stawiarz E, Wroblewska A. (2010). Melissopalynological analysis of multifloral honeys from the Sandomierska upland area of Poland. *Journal of Apicultural Science*. 54 (1), 65-75.
- Steffan-Dewenter, I., Tschardtke, T. (2000a). Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia*, 121, 432-440.
- Steffan-Dewenter, I., Tschardtke, T. (2001). Succession of bee communities on fallows. *Ecography*, 24, 83-93.
- Steffan-Dewenter, I., Munzenberg, U., Burger, C., Thies, C., Tschardtke, T. (2002). Scale dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology*, 83, 1421-1432.
- Steffan-Dewenter, I., et Kuhn, A. (2003). Honeybee foraging in differentially structured landscapes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270, 569-575.
- Steffan-Dewenter, I., Klein, AM., Gaebele, V., Alfert, T., Tschardtke, T. (2006). Bee diversity and plant-pollinator interactions in fragmented landscapes. In: Waser, NM. (ed.), Ollerton, J. (ed.). *Plant-Pollinator Interactions from Specialization to Generalization*. USA: University of Chicago Press, p. 387-410.
- Stout, J., Morales, CL. (2009). Ecological impacts of invasive alien species on bees. *Apidologie*, 40, 388-409.
- Suchail, S., Guez, D., Belzunces, LP. (2001). Discrepancy between acute and chronic toxicity induced by imidacloprid and its metabolites in *Apis mellifera*. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 20, 2482-2486.
- Svensson, B., Lagerlöf, J., Svensson, BG. (2000). Habitat preferences of nest-seeking bumble bees (*Hymenoptera : Apidae*) in an agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystem & Environment*, 77, 247-255.
- Swinton, SM., Lupi, F., Robertson, GP., Hamilton, SK. (2007). Ecosystem services and agriculture: Cultivating agricultural ecosystem for diverse benefits. *Ecological Economics*, 64, 245-252.
- Szolderits, MJ., Crailsheim, K. (1993). A comparison of pollen consumption and digestion in honeybee (*Apis mellifera carnica*) Drones and Workers. *Journal of insect Physiology*, 39, 877-881.

T

- Taki, H., Kevan, PG., Ascher, JS. (2007). Landscape effects of forest loss in a pollination system. *Landscape Ecology*, 22, 1575-1587.
- Tamic, T. (2010). Protocole acétolyse. Chizé: INRA, 2 p. *Document non publié*.
- Tarpy, DR. (2003). Genetic diversity within honeybee colonies prevents severe infections and promotes colony growth. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270, 99-103.
- Tarpy, DR., Van Engelsdorp, D., Pettis, JS. (2013). Genetic diversity affects colony survivorship in commercial

- p>honey bee colonies.
-
- Naturwissenschaften*
- , 100, 723-728.
- Tautz, J. (2009). L'étonnante abeille. Bruxelles : De Boeck Université, 278 p.
- Thomas, CD., Bodsworth, EJ., Wilson, RJ., Simmons, AD., Davies, ZG., Musche, M., Conradt, L. (2001). Ecological and evolutionary processes at expanding range margins. *Nature*, 411, 577-581.
- Thomas, JA., Telfer, MG., Roy, DB., Preston, CD., Greenwood, JJD., Asher, J., Fox, R., Clarke, RT., Lawton, JH. (2004). Comparative losses of british butterflies, birds, and plants and the global extinction crisis. *Science*, 303, p. 1879-1881.
- Traveset, A., Richardson, DM. (2006). Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 208-216.
- Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A., Thies, C. (2002). Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. *Ecological Applications*, 12 (2), 354-363.
- Tscharntke, T., Rand, TA., Bianchi, F. (2005a). The landscape context of trophic interactions: insect spillover across the non-crop interface. *Annales Zoologici Fennici*, 42 (4), 421-432.
- Tscharntke, T., Klein, AM., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C. (2005b). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8, 857-874.
- V
- Valencia-Barrera RM, Fombella-Blanco MA, Fernandez-Gonzalez D, Diaz-Gonzalez T.E. (1994). Les spectres polliniques des miels des différentes régions phytogéographiques de la province de León (N.O de l'Espagne). *Grana*, 33, 268-275.
- Vaissière, B., Morison, N., Carre, G. (2005). Abeilles, pollinisation et biodiversité. *Abeilles et compagnie*, 106, 5p.
- Vaissiere, BE., et Vinson, SB. (1994). Pollen morphology and its effect on pollen collection by Honey-bees, *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae), with special reference to upland cotton, *Gossypium-Hirsutum* L. (Malvaceae). *Grana*, 33, 128-138.
- Vallon, J., Cerruti, N., Jourdan, P. (2008). Suivi de colonies d'abeilles lors de la miellée de lavandin sur le plateau de Valensole. Protocole et résultats obtenus en 2007. *Bulletin Technique Apicole*, 35, 71-80.
- Van Buskirk, J., Willi, T. (2004). Enhancement of farmland biodiversity within set-aside land. *Conservation Biology*, 18 (4), 987-994.
- Van Der Sluijs, JP., Simon-Delso, N., Goulson, D., Maxim, L., Bonmatin, JM., Belzunces, LP. (2013). Neonicotinoids, bee disorders and the sustainability of pollinator services. *Current opinion in Environmental sustainability*, 5, 3-4, 293-305.
- Van Der Steen, J. (2007). Effect of a home-made pollen substitute on honey bee colony development. *Journal of Apicultural Research*, 46, 114-119.

- Van Engelsdorp, D., Underwood, R., Carond, D., Hayes, Jr.J. (2007). An estimate of managed colony losses in the winter of 2006-2007: a report commissioned by the Apiary Inspectors of America. *American Bee Journal*, 147, 599-603.
- Van Engelsdorp, D., Hayes, Jr.J.; Underwood, R., Pettis, J. (2008). A Survey of Honey Bee Colony Losses in the U.S. Fall 2007 to Spring 2008. *PloS ONE*, 3, e4071.
- Van Engelsdorp, D., Evans, JD., Donovall, L., Mullin, C., Frazier, J., Tarpy, DR., Hayes, JR., Pettis, JS. (2009). "Entombed Pollen": a new condition in honey bee colonies associated with increased risk of mortality. *Journal of Invertebrate Pathology*, 101, 71-76.
- Van Engelsdorp, D., Meixner, MD. (2010). A historical review of managed honey bee populations in Europe and the United States and the factors that may affect them. *Journal of Invertebrate Pathology*, 103, S80-S95.
- Van Helden, M., Decante, D., Papura, D. (2003). Possibilities for conservation biological control against grape pests in the Bordeaux region. *IOBC/wprs bulletin*, 26 (4), 191-196.
- Vaudo, AD., Ellis, JD., Cambray, GA., Hill, M. (2012). The effects of land use on honey bee (*Apis mellifera*) population density and colony strength parameters in the Eastern Cape, South Africa. *Journal of Insect Conservation*, 16, 601-611.
- Vergeron, P. (1964). Interprétation statistique des résultats en matière d'analyse pollinique des miels. *Annales de l'Abeille*, 7 (4), 349-364.
- Vidal, A. (2010). Statistique descriptive et inférentielle avec Excel, approche par l'exemple. Rennes: Presses Universitaires de Rennes, 288 p.
- Visscher, PK, Seeley, TD. (1982). Foraging strategy of honeybee colonies in a temperate deciduous forest. *Ecology*, 63, 1790-1801.
- Von der Ohe K, Von der Ohe W (2007) *Celler Melissopalynologische Sammlung*. 3^{ème} édition. Deutschland : Niedersächsisches Landesinstitut für Bienenkunde, 236 p.
- Von Frisch, K. (1955). *Vie et mœurs des abeilles*. Paris : Albin Michel, 236 p. (Sciences d'aujourd'hui).

W

- Waddington, KD. (1985). Cost-intake information used in foraging. *Journal of Insect Physiology*, 31, 891-897.
- Waddington, KD., Visscher, PK., Herbert, TJ, Richter, MR. (1994). Comparison of forager distribution from matched honey bee colonies in suburban environments. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 35, 423-429.
- Waddington, KD. (1997). Foraging behavior of nectarivores and pollen collectors, *Proceedings of the 7th International Symposium on Pollination*, Lethbridge, Canada, 175-191.
- Wahl, O., et Ulm, K. (1983). Influence of pollen feeding and physiological condition on pesticide sensitivity of the honey bee *Apis mellifera carnica*. *Oecologia*, 59, 106-128.
- Wallis De Vries, MF., Poschlod, P., Willems, JH. (2002). Challenges fo the

- p>conservation of calcareous grasslands in northwestern Europe: integrating the requirements of flora and fauna.
- Biological Conservation*
- , 104, 265-273.
- Wartelle, R. (2002). Impact de la jachère Environnement Faune Sauvage sur la biodiversité : le volet arthropodes. *Faune Sauvage*, 256, 74-77.
- Waser, NM., Chittka, L., Price, MV., Williams, NM., Plerton, J. (1996). Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77, 1043-1060.
- Watanabe, ME. (2008). Colony Collapse Disorder: many suspects, no smoking gun. The cause of colony collapse disorder remains unknown, although some possible explanations for the loss of honey bee colonies can be ruled out. *BioScience*, 58 (5), 384-388.
- Watson, JC., Wolf, AT., Ascher, JS. (2011). Forested landscapes promote richness and abundance of native bees (*Hymenoptera: Apoidea: Anthophila*) in Wisconsin apple orchards. *Environmental Entomology*, 40, 621-632.
- Weibull, AC., Ostman, O. (2003). Species composition in agroecosystems : the effect of landscape, habitat and farm management. *Basic and Applied Ecology*, 4 (4), 349-361.
- Westrich, P. (1996). Habitat requirements of central European bees and the problems of partial habitats. In Matheson, A. (ed.), Buchmann, S. (ed.), O'Toole, C. (ed.), Westrich, P. (ed.), Williams, IH. (ed.). *The Conservation of Bees*. London: Academic Press, pp. 1-16.
- Wieber, JC. (1984). Le paysage visible, objet géographique. *Courrier du CNRS*, 55, 5-8.
- Wille, H., Wille, M., Kilchenmann, V., Imdorf, A., Bühlmann, G. (1985) Pollenernte und Massenwechsel von drei *Apis mellifera*-Völkern auf demselben Bienenstand in zwei aufeinanderfolgenden Jahren. *Revue Suisse de Zoologie*, 92, 897-914.
- Williams, IH. (1994). The dependence of crop production within the European Union on pollination by honey bees. *Agricultural Zoology Reviews*, 6, 229-257.
- Williams, NM., Kremen, C. (2007). Resource distributions among habitats determine solitary bee offspring production in a mosaic landscape. *Ecological Applications*, 17, 910-921.
- Williams, PH., Osborne, J. (2009). Bumblebee vulnerability and conservation world-wide. *Apidologie*, 40, 367-387.
- Willis, KJ., Whittaker, RJ. (2002). Species diversity – Scale matters. *Science*, 295, 1245-1246.
- Wilson, EO. (1988). *Biodiversity*. Washington DC., U.S.A : National Academy Press, 521 p.
- Winfree, R., Griswold, T., Kremen, C. (2007). Effect of human disturbance on bee communities in a forested ecosystem. *Conservation Biology*, 21 (1), 213-223.
- Winfree, R., Aguilar, R., Vázquez, DP., LeBuhn, G., Aizen, MA. (2009). A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology*, 90, 2068-2076.

- Winston, ML., Slessor, KN. (1992). The essence of royalty: honey bee queen pheromone. *American Scientist*, 80, 374-385.
- Winston, M. L. (1993). *La biologie de l'abeille*. Beauvechain, Belgique: Frison-Roche/ Nauwelaerts, 276 p.
- Woodcock, BA., Edwards, M., Redhead, J., Meek, WR., Nuttall, P., Falk, S., Nowakowski, M., Pywell, RF. (2013). Crop and visitation by honeybees, bumblebees and solitary bees: Behavioural differences and diversity responses to landscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 171, 1-8.
- Woolhouse, MEJ., Haydon, DT., Antia, R. (2005). Emerging pathogens: the epidemiology and evolution of species jumps. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 238-244.
- Wu, J., Hobbs, R. (2002). Key issues and research priorities in landscape ecology: An idiosyncratic synthesis. *Landscape Ecology*, 17, 355-365.
- Wu, JY., Smart, MD., Anelli, CM., Sheppard, WS. (2012). Honey bees (*Apis mellifera*) reared in brood combs containing high levels of pesticides residues exhibit increased susceptibility to Nosema (*Microsporidia*) infection. *Journal of Invertebrate Pathology*, 109, 3, 326-329.
- Zangerl, AR., McKenna, D., Wraight, CL., Carroll, M., Ficarello, P., Warner, R., Berenbaum, MR. (2001). Effects of exposure to event 176 *Bacillus thuringiensis* corn pollen on monarch and black swallowtail caterpillars under field conditions. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 98, 11908-11912.

Z

- Zang, W., Ricketts, TH., Kremen, C., Carney, K., Swinton, SM. (2007). Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecological Economics*, 64 (2), 253-260.

2- Directives, règlements, circulaires, traités

C

Circulaire du 9 mai 2012 (C2012-3043), relative aux *paiements à la surface au titre du 1^{er} pilier de la PAC campagne* [en ligne] 2012, DGPAAT/SDEA (Direction Générale des Politiques Agricole, Agroalimentaire et des Territoires Service de la Production Agricole Sous-direction des Entreprises Agricoles). Paris : MAAPRAT (Ministère de l'Agriculture, de l'Alimentation, de la Pêche, de la Ruralité et de l'Aménagement du Territoire), 44 p. Disponible sur : <<http://agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/DGPAATC20123043Zcle4c53e2.pdf>> (Consulté le 15 décembre 2013)

D

Décret n° 2006-1643 du 20 Décembre 2006 portant publication de la Convention Européenne du Paysage, signée à Florence le 20 Octobre 2000 [en ligne]. Disponible sur : <http://www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT000000051567FC7DA04D0369C8312E9.tpdj_o09v2?cidTexte=JORFTEXT0000000641838&dateTexte=> (Consulté le 04 février 2014).

Décret n° 2012-1492 du 27 Décembre 2012 relatif à la Trame Verte et Bleue [en ligne]. Disponible sur : <<http://www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT000026855992&dateTexte=&categorieLien=id>> (Consultée le 04 février 2014).

F

Fiche BCAE III. (2013). *Diversité des assolements* [en ligne]. Paris : MAAF (Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt), 2 p. Disponible sur : <https://www3.telepac.agriculture.gouv.fr/telepac/pdf/conditionnalite/2013/technique/Conditionnalite-2013_fiche-technique_BCAE.pdf> (Consultée le 12 décembre 2013)

Fiche BCAE VII. (2013). *Maintien des particularités topographiques* [en ligne]. Paris : MAAF (Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt), 3 p. Disponible sur : <https://www3.telepac.agriculture.gouv.fr/telepac/pdf/conditionnalite/2014/technique/Conditionnalite-2014_fiche-technique_BCAE.pdf> (Consultée le 12 décembre 2013).

L

Loi n°60-808 du 5 août 1960 *d'orientation agricole* [en ligne]. Disponible sur : <<http://legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT0000000508777>> (Consultée le 04 février 2014)

Loi n°62-933 du 8 août 1962 *complémentaire à la loi d'orientation agricole* [en ligne]. Disponible sur : <<http://legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT0000000313972&categorieLien=cid>> (Consultée le 04 février 2014)

Loi n°92-1336 du 16 décembre 1992 *relative à la loi sur l'eau*, article 211-1 du code de l'environnement [en ligne]. Disponible sur : <<http://www.ineris.fr/aida/consultat>>

[ion document/2177](#) >. (Consultée le 20 Novembre 2009).

Loi n° 2005-157 du 23 février 2005, *relative au développement des territoires ruraux* [en ligne]. Disponible sur : <http://www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT0000257340&dateTexte=&categorieLien=id> (Consultée le 03 février 2014)

Loi Grenelle I n° 2009-967 du 3 août 2009, *ou loi de programmation relative à la mise en œuvre du Grenelle de l'Environnement* [en ligne].

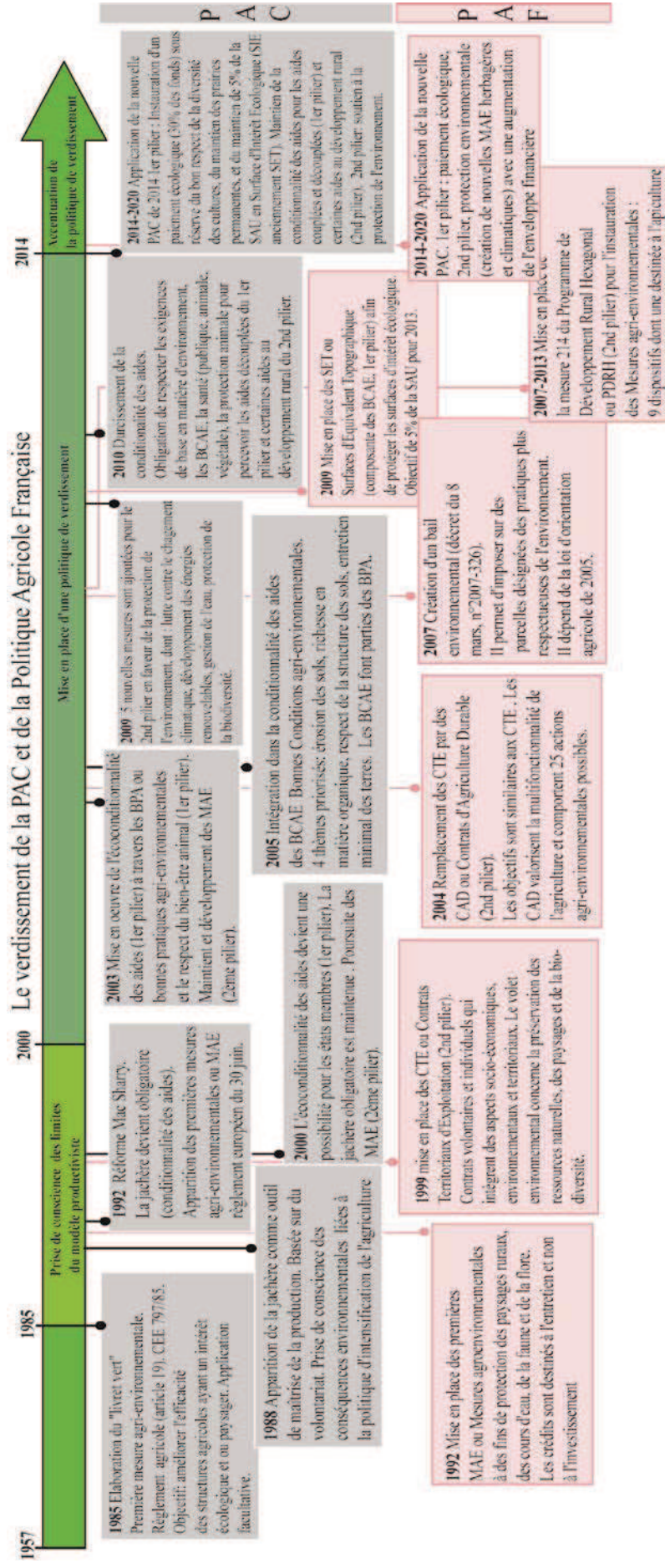
Disponible sur : <http://www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT00020949548> > (Consultée le 04 février 2014)

Loi Grenelle II n° 2010-788 du 12 juillet 2010 *portant engagement national pour l'environnement* [en ligne]. Disponible sur : <http://www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT00022470434> > (Consultée le 04 février 2014)

Annexes



Annexe 2



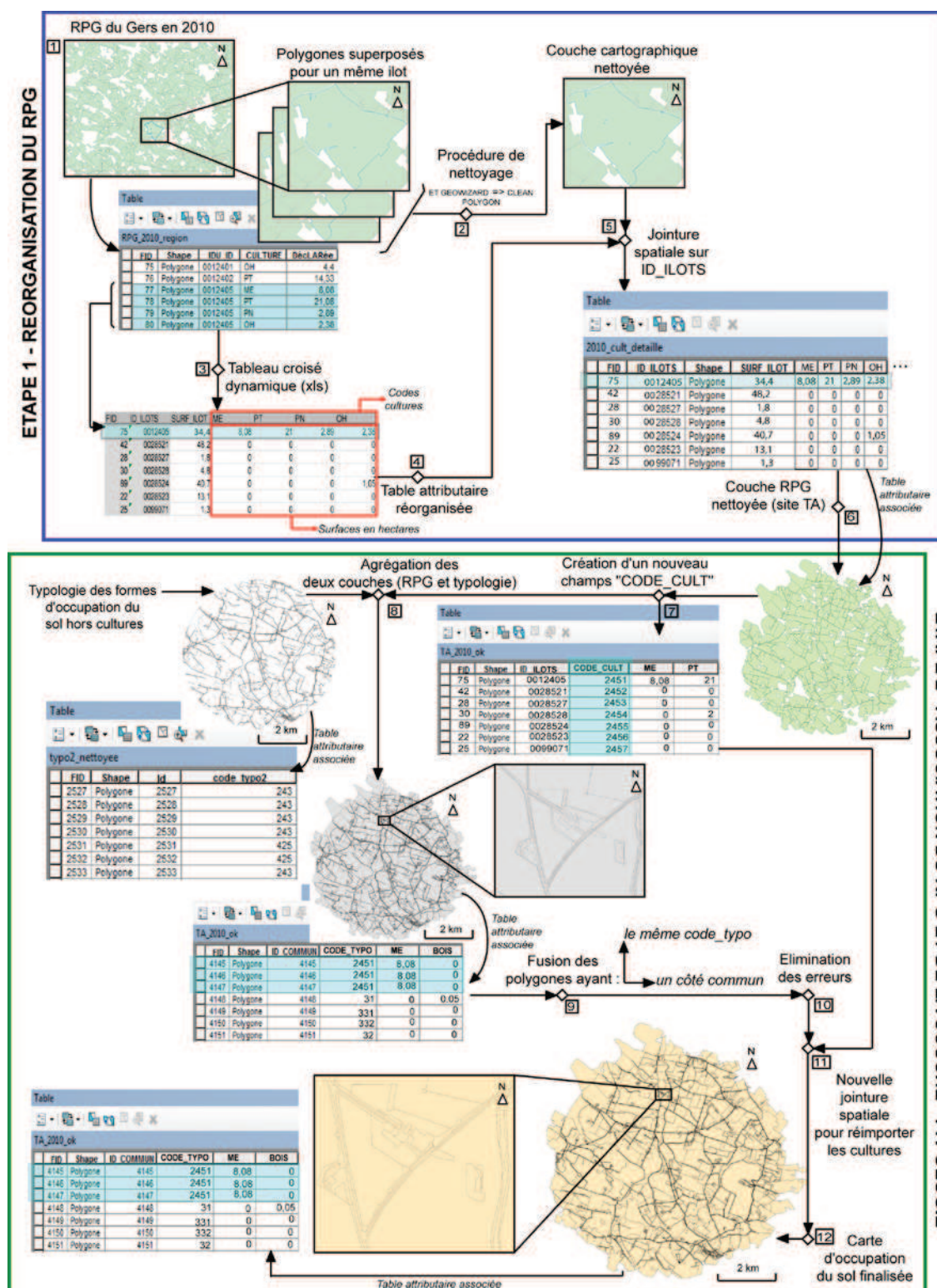
Annexe 2 : Vers un verdissement de l'agriculture en France et en Europe

Annexe 3

Particularités topographiques	Valeur de la surface équivalente topographique (SET)
Prairies permanentes, landes, parcours, alpages, estives situés en zone Natura 2000	1 ha de surfaces herbacées en Natura 2000 = 2 ha de SET
Bandes tampons en bord de cours d'eau, bandes tampons pérennes enherbées situées hors bordure de cours d'eau (largeur des bandes tampons = 5 mètres)	1 ha de surface = 2 ha de SET
Jachères fixes (hors gel industriel), en bandes de 10 à 20 m de large	1 ha de jachère = 1 ha de SET
Jachères mellifères	1 ha de surface = 2 ha de SET
Jachères faune sauvage (y compris jachère fleurie)	1 ha de surface = 1 ha de SET
Zones herbacées mises en défens et retirées de la production (surfaces herbacées disposées en bandes de 5 à 10 mètres non entretenues ni par fauche ni par pâturage et propices à l'apparition de buissons et ronciers)	1 m de longueur = 100 m² de SET
Vergers haute-tige	1 ha de vergers haute-tige = 5 ha de SET
Tourbières	1 ha de tourbières = 20 ha de SET
Haies	1 mètre linéaire = 100 m² de SET
Alignements d'arbres	1 mètre linéaire = 10 m² de SET
Arbres isolés	1 arbre = 50 m² de SET
Lisières de bois, bosquets, arbres en groupe	1 mètre de lisière = 100 m² de SET
Bordures de champs : bandes végétalisées en couvert spontané ou implanté différentiable à l'œil nu de la parcelle cultivée qu'elle borde, d'une largeur de 1 à 5 mètres, située entre deux parcelles, entre une parcelle et un chemin ou encore entre une parcelle et une lisière de forêt	1 ha de surface = 1 ha de SET
Fossés, cours d'eau, béalières, lévadons, trous d'eau, affleurements de rochers	1 mètre linéaire ou de périmètre = 10 m² de SET
Mares, lavognes	1 mètre de périmètre = 100 m² de SET
Murets, terrasses à murets, clapas, petit bâti rural traditionnel	1 mètre de murets ou de périmètre = 50 m² de SET
Certains types de landes, parcours, alpages, estives définies au niveau départemental Certaines prairies permanentes définies au niveau départemental (par exemple prairies humides, prairies littorales, etc.)	1 ha de surface herbacée = 1 ha de SET
« Autres milieux », toutes surfaces ne recevant ni intrant (fertilisants et traitements), ni labour depuis au moins 5 ans (par exemple ruines, dolines ruptures de pente...)	1 mètre linéaire = 10 m² de SET 1 ha de surface = 1 ha de SET

Annexe 3 : Liste des Surfaces d'Équivalent Topographiques, actuelles SIE, fiche BCAE VII.

Annexe 4



Annexe 4 : Méthode d'agrégation du Registre Parcellaire Graphique et de la carte d'occupation du sol (hors cultures).

Annexe 5

Annexe 5 : Typologie détaillée des formes d'occupation du sol

Annexe 6

Annexe 6 : Nomenclature liée à la typologie des formes d'occupation du sol

Annexe 7

FICHE DE RELEVÉ DE VÉGÉTATION[illegible]

Annexe 7 : Fiche mobilisée pour les relevés de végétation

Annexe 8

PARAMETRES STATIONNELS

Identification du relevé		
Observateur		Schématisation de la placette échantillon
Date		
Code site		
Numéro du relevé		
Nom de la strate		
Code typologique de la strate		
Situation géographique		
Département		
Commune		
Lieu dit		
Caractéristiques topographiques		
Coordonnées spatiales		
Altitude (m)		
Exposition		
Pente en (°)		
Détails du marquage		
Paramètres écologiques		
caractéristiques géologiques		
PH		
Caractéristiques hydriques		
Etage de végétation		
Observations descriptions		
Dynamique anthropique		

Annexe 8 : Fiche mobilisée pour le relevé des paramètres stationnels (réalisation personnelle).

Annexe 9

L : lumière	
1	hypersciaphiles
2	sciaphiles
3	intermédiaires
4	hémisciaphiles
5	intermédiaires
6	hémihéliophiles
7	intermédiaires
8	héliophiles
9	hyperhéliophiles

HE : Humidité édaphique	
1	hyperxérophyles (sclérophiles, ligneuses microphylls, réviscentes)
2	perxérophiles (caulocrassuléscentes subaphylles, coussinets)
3	xérophiles (velues, aiguillonnées, cuticule épaisse)
4	mésoxérophiles
5	mésohydriques
6	mésohygrophiles
7	hygrophiles (courtement inondables, en semaines)
8	hydrophiles (longuement inondables, en mois)
9	amphibies saisonnières (hélophytes exondés une partie minoritaire de l'année)
10	amphibies permanentes (hélophytes semiémergés à base toujours noyée)
11	aquatiques superficielles (0-50 cm)
12	aquatiques profondes (1-3 m)

R: Réaction du sol (pH)	
1	hyperacidophiles
2	acidophiles
3	intermédiaires
4	acidoclines (pH < 5,5)
5	intermédiaires
6	neutroclines (pH > 5,5)
7	neutrophiles
8	basophiles
9	hyerbasophiles

Annexe 9 : Détail des modalités issues de la Baseflor et liées aux variables écologiques (lumière, humidité, pH), (Julve, 1998)

Annexe 10

MESURE DE COUVAIN

Code terrain

Opérateurs :

Code ruche

Rucher

Date et heure

Cadres	Face	Axes de l'ellipse du couvain (cm)		Axes de l'ellipse du couvain mâle (cm)		Stades de couvain			Réserves alimentaires		Observations
		Grand axe	Petit axe	Grand axe	Petit axe	Oeufs	Larves non operculées	Larves operculées	Miel	Pollen	
1	A ²										
	B ²										
2	A										
	B										
3	A										
	B										
4	A										
	B										
5	A										
	B										
6	A										
	B										
7	A										
	B										
8	A										
	B										
9	A										
	B										
10	A										
	B										

Poids de la ruche

¹ Cadre 1 à droite face à la planche d'envol

² Face A à droite face à la planche d'envol

³ Cocher si présence

⁴ Exemple d'observations : cellule royale détruite, couvain en mosaïque, reine vue...

Remarques (exemple : forte population, beaucoup de pollen, abeilles aux ailes déformées, tremblements...)

Fiche d'enregistrement Page .../...

Annexe 10 : Fiche de relevé pour l'observation de la dynamique de population des colonies (source : ADAM, 31)

Annexe 11

		Structures paysagères fermées		Structures paysagères intermédiaires		Strctures paysagères ouvertes				Structures paysagères fermées		Structures paysagères intermédiaires		Strctures paysagères ouvertes	
Code typologie	Nomenclature	PI (%)	CA (%)	MO (%)	AU (%)	TA (%)	EN (%)			PI (%)	CA (%)	MO (%)	AU (%)	TA (%)	EN (%)
1.	Territoires artificialisés	4,55	5,43	7,13	6,32	6,25	9,00			4,59	5,47	7,08	6,32	6,24	8,79
1.1	Zones urbanisées	1,13	1,32	1,63	1,46	1,59	2,24			1,14	1,33	1,62	1,46	1,59	2,19
	1.1.1. bâti	0,36	0,38	0,71	0,46	0,50	1,25			0,37	0,38	0,70	0,46	0,50	1,22
	1.1.2. routes	0,76	0,95	0,93	1,00	1,09	0,99			0,77	0,96	0,92	1,00	1,09	0,97
1.2	Espaces verts non agricoles	3,43	4,10	5,50	4,86	4,65	6,76			3,45	4,13	5,46	4,87	4,65	6,60
	1.2.1. jardins	2,53	2,97	4,16	3,68	3,38	5,29			2,55	2,99	4,13	3,68	3,38	5,17
	1.2.2. potagers de subsistance	0,04	0,06	0,07	0,04	0,10	0,14			0,04	0,06	0,07	0,04	0,10	0,13
	1.2.3. plantations d'alignement	0,00	0,01	0,23	0,06	0,02	0,20			0,01	0,01	0,23	0,06	0,02	0,20
	1.2.4. bords de routes, talus, fossés	0,85	1,07	1,04	1,08	1,17	1,13			0,86	1,08	1,03	1,09	1,17	1,10
2.	Territoires agricoles	72,00	76,35	80,09	84,38	87,45	85,84			71,47	76,17	80,22	84,37	87,46	86,27
2.5.	Sylviculture	1,38	0,37	0,42	0,18	0,38	0,09			1,39	0,42	0,42	0,18	0,38	0,09
	2.5.1. peupleraies	0,43	0,34	0,13	0,17	0,03	0,00			0,43	0,34	0,13	0,17	0,03	0,00
	2.5.2. parcelles agroforestières	0,00	0,00	0,16	0,00	0,00	0,09			0,00	0,00	0,16	0,00	0,00	0,09
	2.5.3. plantations de résineux	0,96	0,03	0,14	0,01	0,35	0,00			0,96	0,08	0,14	0,01	0,35	0,00
2.1.1.	Céréales	17,03	26,48	35,12	37,64	46,01	47,16			19,80	26,78	33,39	36,11	45,23	43,41
	2.1.1.1. céréales mixtes	10,51	16,80	33,63	32,42	39,62	42,19			11,97	17,64	31,94	32,04	37,89	39,16
	2.1.1.2. maïs	5,44	9,11	0,34	4,84	6,39	4,08			6,47	9,06	0,48	4,00	6,60	3,31
	2.1.1.3. sorgho	1,07	0,57	1,15	0,38	0,00	0,89			1,35	0,08	0,97	0,07	0,74	0,94
2.1.2.	Oléagineux	5,20	8,75	23,19	22,84	28,51	25,14			6,78	12,40	26,40	26,62	31,56	29,63
	2.1.2.2. chanvre	0,00	0,00	0,09	0,00	0,00	0,11			0,00	0,00	0,29	0,00	0,00	0,00
	2.1.2.3. colza	3,17	2,34	1,18	1,45	1,41	2,31			1,78	3,37	1,01	1,63	1,19	3,22
	2.1.2.4. lin	0,00	0,00	0,00	0,17	0,00	0,00			0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	2.1.2.1. autres oléagineux	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00			0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	2.1.2.5. tournesol	2,02	6,41	21,92	21,22	27,10	22,71			5,00	9,03	25,09	24,99	30,37	26,41
2.1.5.	Protéagineux	6,28	5,84	1,92	4,23	3,11	6,85			3,12	3,48	1,83	2,89	1,00	5,06
	2.1.5.1. autres protéagineux	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00			0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	2.1.5.2. pois chiches	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02			0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02
	2.1.5.3. féveroles	1,49	2,75	0,93	1,32	0,00	0,01			0,87	2,32	1,14	0,95	0,00	0,02
	2.1.5.5. protéagineux fourragers	0,00	0,00	0,21	0,00	0,00	0,00			0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	2.1.5.6. soja	4,61	2,84	0,04	2,33	0,63	5,56			2,25	1,01	0,13	1,06	0,40	4,69
	2.1.5.7. lentilles	0,00	0,00	0,00	0,00	0,23	0,08			0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04
	2.1.5.8. sarrasin	0,00	0,00	0,02	0,02	0,00	0,00			0,00	0,00	0,22	0,08	0,00	0,05
	2.1.5.4. pois	0,18	0,25	0,67	0,56	2,25	1,18			0,00	0,15	0,35	0,80	0,60	0,24
2.3. & 2.4.	Prairies et terres gélées	40,69	32,30	18,35	17,30	8,35	4,72			39,15	30,45	16,93	16,18	8,23	6,06
	2.4.1.1. prairies artificielles	2,33	2,08	0,81	0,82	0,10	0,62			0,25	0,59	0,18	1,01	0,07	0,83
	2.4.1.2. prairies temporaires	26,24	23,62	9,22	10,09	4,01	0,96			27,42	23,92	9,42	9,33	3,67	2,19
	2.4.1.3. prairies permanentes	7,83	5,03	6,26	4,95	3,03	2,08			7,12	4,26	5,22	4,40	3,26	2,02
	2.4.3. bandes enherbées	0,86	0,89	0,92	1,28	1,19	0,81			0,87	0,69	0,92	1,28	1,19	0,79
	2.4.2. prairies pâturées	3,34	0,71	0,83	0,17	0,02	0,08			3,38	0,79	0,82	0,17	0,03	0,06
	2.3. gel spécifique	0,09	0,18	0,31	0,00	0,00	0,16			0,12	0,19	0,39	0,00	0,00	0,16
2.2.	Cultures permanentes	0,90	2,19	0,02	0,07	0,46	0,02			0,88	2,22	0,01	0,08	0,39	0,02
	2.2.2.2. vergers	0,00	0,00	0,01	0,00	0,34	0,00			0,00	0,00	0,01	0,00	0,34	0,00
	2.2.2.1. chataigneraies	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00			0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00
	2.2.1. vignes	0,90	2,19	0,01	0,07	0,13	0,02			0,88	2,20	0,01	0,08	0,08	0,02
2.1.3.	Cultures horticoles	0,00	0,00	0,14	0,36	0,04	0,74			0,00	0,00	0,09	0,20	0,09	0,84
	2.1.3.1. maraichage	0,00	0,00	0,14	0,36	0,04	0,74			0,00	0,00	0,09	0,20	0,09	0,84
	2.1.3.2. horticulture	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00			0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06
2.1.4.	Autres	0,52	0,41	0,91	1,76	0,58	1,11			0,35	0,43	1,15	2,11	0,58	1,10
	2.1.4.2. autres utilisations	0,19	0,23	0,30	0,44	0,21	0,36			0,20	0,24	0,25	0,71	0,18	0,27
	2.1.6. terres arables non déclarées	0,33	0,18	0,61	1,33	0,36	0,75			0,14	0,19	0,90	1,40	0,40	0,83
3.	Forêts et milieux semi-naturels	19,80	15,05	10,51	7,35	4,86	4,01			20,27	15,16	10,44	7,35	4,85	3,81
3.1.	Forêts	14,40	10,48	3,75	3,73	2,92	1,90			14,52	10,56	3,59	3,73	2,91	1,86
3.2.	Bosquets	1,03	0,98	0,79	0,59	0,56	0,21			1,04	0,99	0,79	0,59	0,55	0,21
3.4.	Arbres Hors Forêts	2,51	2,03	2,89	2,21	1,31	1,35			2,53	2,04	2,87	2,21	1,30	1,31
	3.4.1. haies	2,37	1,83	2,79	2,13	1,22	1,27			2,39	1,84	2,78	2,13	1,21	1,24
	3.4.2. arbres épars	0,14	0,18	0,10	0,08	0,09	0,07			0,14	0,18	0,10	0,08	0,09	0,07
	3.4.3. pré-vergers	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00			0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00
3.3.	Milieux à végétation arbustive et ou herbacée	1,86	1,56	3,08	0,82	0,08	0,54			2,18	1,57	3,19	0,82	0,08	0,43
	3.3.1. friches basses	0,14	0,52	0,59	0,15	0,00	0,25			0,45	0,53	0,58	0,15	0,00	0,14
	3.3.2. clairières	0,01	0,17	0,00	0,03	0,01	0,01			0,01	0,18	0,00	0,03	0,01	0,01
	3.3.3. accrues et reconstruites forestières	0,10	0,06	0,22	0,35	0,00	0,09			0,10	0,06	0,22	0,35	0,00	0,09
	3.3.4. friches hautes	1,61	0,80	2,27	0,29	0,07	0,19			1,62	0,81	2,39	0,29	0,07	0,18
4.	Zones humides	1,97	1,42	2,09	1,67	0,86	0,99			1,99	1,43	2,07	1,67	0,86	0,96
4.1.	ripisylves	1,77	1,24	1,88	1,58	0,81	0,94			1,78	1,25	1,87	1,58	0,81	0,91
4.2.	arbres humides	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02	0,01			0,01	0,01	0,01	0,01	0,02	0,01
4.3.	saulées	0,19	0,16	0,20	0,08	0,03	0,04			0,19	0,17	0,19	0,08	0,03	0,04
5.	Surfaces en eau	1,67	1,76	0,18	0,28	0,58	0,17			1,68	1,77	0,18	0,28	0,58	0,16
5.1.	cours d'eau	0,01	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00			0,01	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00
5.2.	étendues d'eau	1,58	1,74	0,16	0,21	0,57	0,14			1,60	1,75	0,16	0,21	0,57	0,13
5.3.	marres, vasière	0,09	0,02	0,01	0,02	0,01	0,03			0,07	0,02	0,01	0,02	0,01	0,03
	TOTAL	100	100	100	100	100	100			100	100	100	100	100	100

Annexe 11 : Détail des formes d'occupation du sol par site et par an

Annexe 12

a)

Résultats du test de Kruskal-Wallis									
Échelles spatiales d'analyse	Classe d'occupation du sol	Différences entre sites				Différences entre catégories de sites			
		Effectif	ddl	valeur de décision H	p-value	Effectif	ddl	valeur de décision H	p-value
Paysage	Territoires artificialisés	30	5	2,3	0,812	30	2	1,8	0,416
	Territoires agricoles	47	5	0,4	0,995	47	2	0,3	0,864
	Espaces forestiers et semi-naturels	63	5	2,8	0,732	63	2	2,2	0,336
	Zones humides	18	5	0,8	0,978	18	2	0,6	0,750
	Surfaces en eau	15	5	1,8	0,882	15	2	0,8	0,676
Anneaux	Territoires artificialisés	42	5	14,0	0,015	42	2	9,7	0,007
	Territoires agricoles	42	5	34,2	0,000	42	2	32,5	0,000
	Espaces forestiers et semi-naturels	42	5	36,1	0,000	42	2	34,7	0,000
	Zones humides	42	5	20,0	0,001	42	2	12,8	0,001
	Surfaces en eau	42	5	13,2	0,021	42	2	7,5	0,023

b)

			Résultats du test U de Mann-Whitney									
Différences intra-catégories de sites	Échelles spatiales d'analyse	Classes d'occupation du sol	Sommes Rang G1	Somme des Rangs G2	U	Z	niv. p	Z ajusté	niv. P	N Actif G1	N Actif G2	2*(1-p) p exact
PI (G1)-CA (G2)	Paysage	Territoires artificialisés	24	31	9	-0,73	0,46	-0,73	0,46	5	5	0,548
		Territoires agricoles	67	69	31	-0,11	0,92	-0,11	0,92	8	8	0,959
		Espaces forestiers et semi-naturels	117	114	51	-0,28	0,78	-0,28	0,78	11	10	0,809
		Zones humides	12	10	4	0,44	0,66	0,44	0,66	3	3	0,700
		Surfaces en eau	8	7	2	-0,58	0,56	-0,58	0,56	3	2	0,800
	Anneaux	Territoires artificialisés	64	41	13	1,47	0,14	1,47	0,14	7	7	0,165
		Territoires agricoles	67	38	10	1,85	0,06	1,85	0,06	7	7	0,073
		Espaces forestiers et semi-naturels	36	69	8	-2,11	0,04	-2,11	0,04	7	7	0,038
		Zones humides	34	71	6	-2,36	0,02	-2,36	0,02	7	7	0,017
		Surfaces en eau	56	49	21	0,45	0,65	0,45	0,65	7	7	0,710
MO (G1)-AU (G2)	Paysage	Territoires artificialisés	28	27	12	0,10	0,92	0,10	0,92	5	5	1,000
		Territoires agricoles	65	71	29	-0,32	0,75	-0,32	0,75	8	8	0,798
		Espaces forestiers et semi-naturels	131	100	45	0,70	0,48	0,70	0,48	11	10	0,512
		Zones humides	11	10	4	0,22	0,83	0,22	0,83	3	3	1,000
		Surfaces en eau	8	13	2	-1,09	0,28	-1,09	0,28	3	3	0,400
	Anneaux	Territoires artificialisés	49	56	21	-0,45	0,65	-0,45	0,65	7	7	0,710
		Territoires agricoles	66	39	11	1,72	0,08	1,72	0,08	7	7	0,097
		Espaces forestiers et semi-naturels	34	71	6	-2,36	0,02	-2,36	0,02	7	7	0,017
		Zones humides	37	68	9	-1,98	0,05	-1,98	0,05	7	7	0,053
		Surfaces en eau	60	45	17	0,96	0,34	0,96	0,34	7	7	0,383
TA (G1)-EN (G2)	Paysage	Territoires artificialisés	25	30	10	-0,52	0,60	-0,52	0,60	5	5	0,690
		Territoires agricoles	63	57	27	-0,12	0,91	-0,12	0,91	8	7	0,955
		Espaces forestiers et semi-naturels	102	129	47	-0,56	0,57	-0,56	0,57	10	11	0,605
		Zones humides	10	11	4	-0,22	0,83	-0,22	0,83	3	3	1,000
		Surfaces en eau	5	5	2	0,00	1,00	0,00	1,00	2	2	1,000
	Anneaux	Territoires artificialisés	66	39	11	1,72	0,08	1,72	0,08	7	7	0,097
		Territoires agricoles	46	59	18	-0,83	0,41	-0,83	0,41	7	7	0,456
		Espaces forestiers et semi-naturels	52	53	24	-0,06	0,95	-0,06	0,95	7	7	1,000
		Zones humides	51	54	23	-0,19	0,85	-0,19	0,85	7	7	0,902
		Surfaces en eau	35	70	7	-2,24	0,03	-2,24	0,03	7	7	0,026

Annexe 12 : Analyse détaillée des différences de recouvrement des cinq grandes classes d'occupation du sol aux niveaux (a) inter sites, (a & b) inter et intra-catégories de sites.

Annexe 13

a)

Échelles spatiales	Unités et sous-unités fonctionnelles	Inter-sites				Inter-catégories de sites			
		Effectif	ddl	valeur de décision H	p-value	Effectif	ddl	valeur de décision H	p-value
Paysage	Espaces verts	18	5	1,4	0,927	18	2	1,2	0,557
	Surfaces cultivées	41	5	0,3	0,997	41	2	0,3	0,876
	Composante ligneuse	81	5	3,4	0,645	81	2	2,7	0,256
	Surface totale de l'unité fonctionnelle	140	5	1,3	0,931	140	2	1,2	0,550
Anneaux	Espaces verts	42	5	12,2	0,031	42	2	7,9	0,19
	Surfaces cultivées	42	5	33,8	0,000	42	2	32,2	0,000
	Composante ligneuse	42	5	37,4	0,000	42	2	35,0	0,000
	Surface totale de l'unité fonctionnelle	42	5	3,0	0,702	42	2	0,6	0,737

Test de Kruskal-Wallis

b)

Sites	Échelles spatiales d'analyse	Unités et sous-unités fonctionnelles	Résultats du test U de Mann-Whitney									
			Sommes Rang G1	Somme des Rangs G2	U	Z	niv. p	Z ajusté	niv. P	N Actif G1	N Actif G2	2*(1-p) p exact
PI (G1)- CA (G2)	Paysage	Espaces verts	9	12	3	-0,65	0,51	-0,65	0,51	3	3	0,700
		Surfaces cultivées	51	54	23	-0,19	0,85	-0,19	0,85	7	7	0,902
		Composante ligneuse	192	187	87	-0,22	0,83	-0,22	0,83	14	13	0,830
		Surface totale de l'unité fonctionnelle	566	563	266	-0,22	0,82	-0,22	0,82	24	23	0,825
	Anneaux	Espaces verts	41	64	13	-1,47	0,14	-1,47	0,14	7	7	0,165
		Surfaces cultivées	36	69	8	-2,11	0,04	-2,11	0,04	7	7	0,038
		Composante ligneuse	72	33	5	2,49	0,01	2,49	0,01	7	7	0,011
		Surface totale de l'unité fonctionnelle	58	47	19	0,70	0,48	0,70	0,48	7	7	0,535
MO (G1)- AU (G2)	Paysage	Espaces verts	11	10	4	0,22	0,83	0,22	0,83	3	3	1,000
		Surfaces cultivées	51	54	23	-0,19	0,85	-0,19	0,85	7	7	0,902
		Composante ligneuse	211	167	76	0,73	0,47	0,73	0,47	14	13	0,488
		Surface totale de l'unité fonctionnelle	592	536	260	0,34	0,73	0,34	0,73	24	23	0,744
	Anneaux	Espaces verts	51	54	23	-0,19	0,85	-0,19	0,85	7	7	0,902
		Surfaces cultivées	40	65	12	-1,60	0,11	-1,60	0,11	7	7	0,128
		Composante ligneuse	77	28	0	3,13	0,00	3,13	0,00	7	7	0,001
		Surface totale de l'unité fonctionnelle	60	45	17	0,96	0,34	0,96	0,34	7	7	0,383
TA (G1)- EN (G2)	Paysage	Espaces verts	10	11	4	-0,22	0,83	-0,22	0,83	3	3	1,000
		Surfaces cultivées	48	43	20	-0,14	0,89	-0,14	0,89	7	6	0,945
		Composante ligneuse	171	207	80	-0,53	0,59	-0,53	0,59	13	14	0,616
		Surface totale de l'unité fonctionnelle	533	548	257	-0,16	0,87	-0,16	0,87	23	23	0,879
	Anneaux	Espaces verts	67	38	10	1,85	0,06	1,85	0,06	7	7	0,073
		Surfaces cultivées	44	61	16	-1,09	0,28	-1,09	0,28	7	7	0,318
		Composante ligneuse	49	56	21	-0,45	0,65	-0,45	0,65	7	7	0,710
		Surface totale de l'unité fonctionnelle	47	58	19	-0,70	0,48	-0,70	0,48	7	7	0,535

Test U de Mann-Whitney

Annexe 13 : Analyse détaillée des différences de recouvrement des unités et sous-unités fonctionnelles, aux niveaux (a) inter sites, (a & b) inter et intra-catégories de sites

Annexe 14

a)

Résultats du test de Kruskal-Wallis									
Échelles spatiales d'analyse	Unité fonctionnelle	Différences entre sites				Différences entre catégories de sites			
		Effectif	ddl	valeur de décision H	p-value	Effectif	ddl	valeur de décision H	p-value
Paysage	PD	140	5	0,80	0,977	140	2	0,3	0,869
	AREA_MN	140	5	0,99	0,963	140	2	0,9	0,642
	ENN_MN	135	5	0,77	0,978	135	2	0,3	0,868
	UI	140	5	10,17	0,07	140	2	7,2	0,027
	AI	140	5	0,54	0,99	140	2	0,2	0,912
Anneaux	PD	42	5	13,6	0,018	42	2	6,7	0,035
	AREA_MN	42	5	13,6	0,018	42	2	6,7	0,035
	ENN_MN	42	5	5,6	0,347	42	2	3,5	0,174
	UI	42	5	11,8	0,038	42	2	9,8	0,007
	SIDI	42	5	18,0	0,002	42	2	17,4	0,000
	AI	42	5	20,7	0,000	42	2	17,9	0,000

b)

Résultats du test U de Mann-Whitney												
Différences intra-catégories de sites	Échelles spatiales d'analyse	Indicateurs paysagers	Sommes Rang G1	Somme des Rangs G2	U	Z	niv. p	Z ajusté	niv. P	N Actif G1	N Actif G2	Z*(1-p) p exact
PI (G1) - CA (G2)	Paysage	PD	557	571	257	-0,40	0,69	-0,40	0,69	24	23	0,696
		AREA_MN	571	557	271	-0,11	0,92	-0,11	0,92	24	23	0,924
		ENN_MN	484	551	231	-0,50	0,62	-0,50	0,62	22	23	0,629
		UI	504	624	204	-1,53	0,13	-1,53	0,13	24	23	0,129
		AI	573	555	273	-0,06	0,95	-0,06	0,95	24	23	0,958
	Anneaux	PD	56	49	21	0,45	0,65	0,45	0,65	7	7	0,710
		AREA_MN	49	56	21	-0,45	0,65	-0,45	0,65	7	7	0,710
		ENN_MN	41	64	13	-1,47	0,14	-1,47	0,14	7	7	0,165
		UI	42	63	14	-1,34	0,18	-1,34	0,18	7	7	0,209
		SIDI	49	56	21	-0,45	0,65	-0,45	0,65	7	7	0,710
		AI	47	58	19	-0,70	0,48	-0,70	0,48	7	7	0,535
MO (G1) - AU (G2)	Paysage	PD	584	544	268	0,17	0,86	0,17	0,86	24	23	0,874
		AREA_MN	589	539	263	0,28	0,78	0,28	0,78	24	23	0,792
		ENN_MN	528	553	252	-0,27	0,78	-0,27	0,78	23	23	0,794
		UI	615	513	237	0,83	0,41	0,83	0,41	24	23	0,416
		AI	595	533	257	0,40	0,69	0,40	0,69	24	23	0,696
	Anneaux	PD	71	34	6	2,36	0,02	2,36	0,02	7	7	0,017
		AREA_MN	34	71	6	-2,36	0,02	-2,36	0,02	7	7	0,017
		ENN_MN	46	59	18	-0,83	0,41	-0,83	0,41	7	7	0,456
		UI	59	46	18	0,83	0,41	0,83	0,41	7	7	0,456
		SIDI	64	41	13	1,47	0,14	1,47	0,14	7	7	0,165
		AI	42	63	14	-1,34	0,18	-1,34	0,18	7	7	0,209
TA (G1) - EN (G2)	Paysage	PD	513	568	237	-0,60	0,55	-0,60	0,55	23	23	0,557
		AREA_MN	550	531	255	0,21	0,83	0,21	0,83	23	23	0,845
		ENN_MN	503	487	234	0,19	0,85	0,19	0,85	22	22	0,862
		UI	502	579	226	-0,85	0,40	-0,85	0,40	23	23	0,407
		AI	560	521	245	0,43	0,67	0,43	0,67	23	23	0,679
	Anneaux	PD	40	65	12	-1,60	0,11	-1,60	0,11	7	7	0,128
		AREA_MN	65	40	12	1,60	0,11	1,60	0,11	7	7	0,128
		ENN_MN	45	60	17	-0,96	0,34	-0,96	0,34	7	7	0,383
		UI	50	55	22	-0,32	0,75	-0,32	0,75	7	7	0,805
		SIDI	47	58	19	-0,70	0,48	-0,70	0,48	7	7	0,535
		AI	61	44	16	1,09	0,28	1,09	0,28	7	7	0,318

Annexe 14 : Détail des différences liées à la configuration spatiale de l'unité fonctionnelle, aux niveaux (a) inter-sites, (a & b) inter et intra-catégories de sites.

Annexe 15

a)

Résultats du test de Kruskal-Wallis									
Échelles spatiales d'analyse	Unité fonctionnelle	Différences entre sites				Différences entre catégories de sites			
		Effectif	ddl	valeur de décision H	p-value	Effectif	ddl	valeur de décision H	p-value
Paysage	PD	75	5	2,55	0,767	75	2	1,8	0,412
	AREA_MN	75	5	2,03	0,843	75	2	1,5	0,462
	UI	75	5	9,04	0,107	75	2	4,3	0,115
	AI	75	5	1,45	0,918	75	2	1,1	0,579
	FRAC_MN	75	5	1,69	0,889	75	2	0,4	0,822
	ENN_MN	72	5	2,83	0,724	72	2	1,4	0,493
	ED	75	5	4,37	0,496	75	2	2,4	0,295
Anneaux	PD	42	5	31,6	0,000	42	2	31,0	0,000
	AREA_MN	42	5	31,6	0,000	42	2	31,0	0,000
	UI	42	5	16,7	0,005	42	2	12,1	0,002
	SIDI	42	5	24,1	0,000	42	2	20,7	0,000
	AI	42	5	25,1	0,000	42	2	24,8	0,000
	FRAC_MN	42	5	18,4	0,002	42	2	16,9	0,000
	ENN_MN	42	5	7,2	0,204	42	2	1,0	0,613
	ED	42	5	14,8	0,011	42	2	8,4	0,015

b)

Résultats du test U de Mann-Whitney												
Différences intra-catégories de sites	Échelles spatiales d'analyse	Indicateurs paysagers	Sommes Rang G1	Somme des Rangs G2	U	Z	niv. p	Z ajusté	niv. P	N Actif G1	N Actif G2	2*(1-p) p exact
PI (G1) - CA (G2)	Paysage	PD	156	169	65	-0,71	0,48	-0,71	0,48	13	12	0,503
		AREA_MN	175	150	72	0,33	0,74	0,33	0,74	13	12	0,769
		UI	145	181	54	-1,33	0,18	-1,33	0,18	13	12	0,186
		AI	173	152	74	0,22	0,83	0,22	0,83	13	12	0,852
		FRAC_MN	178	147	69	0,49	0,62	0,49	0,62	13	12	0,650
		ENN_MN	131	169	53	-1,10	0,27	-1,10	0,27	12	12	0,291
		ED	165	161	74	-0,24	0,81	-0,24	0,81	13	12	0,810
	Anneaux	PD	41	64	13	-1,47	0,14	-1,47	0,14	7	7	0,165
		AREA_MN	64	41	13	1,47	0,14	1,47	0,14	7	7	0,165
		UI	39	66	11	-1,72	0,08	-1,72	0,08	7	7	0,097
		SIDI	54	51	23	0,19	0,85	0,19	0,85	7	7	0,902
		AI	65	40	12	1,60	0,11	1,60	0,11	7	7	0,128
		FRAC_MN	37	68	9	-1,98	0,05	-1,98	0,05	7	7	0,053
		ENN_MN	44	61	16	-1,09	0,28	-1,09	0,28	7	7	0,318
		ED	61	44	18	1,09	0,28	1,09	0,28	7	7	0,318
MO (G1) - AU (G2)	Paysage	PD	165	160	74	-0,22	0,83	-0,22	0,83	13	12	0,852
		AREA_MN	183	142	64	0,76	0,45	0,76	0,45	13	12	0,470
		UI	193	132	54	1,31	0,19	1,31	0,19	13	12	0,205
		AI	181	144	66	0,65	0,51	0,65	0,51	13	12	0,538
		FRAC_MN	170	155	77	0,05	0,96	0,05	0,96	13	12	0,979
		ENN_MN	163	162	72	-0,33	0,74	-0,33	0,74	13	12	0,769
		ED	188	137	59	1,03	0,30	1,03	0,30	13	12	0,320
	Anneaux	PD	56	49	21	0,45	0,65	0,45	0,65	7	7	0,710
		AREA_MN	49	56	21	-0,45	0,65	-0,45	0,65	7	7	0,710
		UI	62	43	15	1,21	0,22	1,21	0,22	7	7	0,259
		SIDI	69	36	8	2,11	0,04	2,11	0,04	7	7	0,038
		AI	53	52	24	0,06	0,95	0,06	0,95	7	7	1,000
		FRAC_MN	53	52	24	0,06	0,95	0,06	0,95	7	7	1,000
		ENN_MN	47	58	19	-0,70	0,48	-0,70	0,48	7	7	0,535
		ED	72	33	5	2,49	0,01	2,49	0,01	7	7	0,011
TA (G1) - EN (G2)	Paysage	PD	148	177	70	-0,44	0,66	-0,44	0,66	12	13	0,689
		AREA_MN	153	172	75	-0,16	0,87	-0,16	0,87	12	13	0,894
		UI	133	193	55	-1,28	0,20	-1,28	0,20	12	13	0,205
		AI	157	168	77	0,05	0,96	0,05	0,96	12	13	0,979
		FRAC_MN	140	185	62	-0,87	0,38	-0,87	0,38	12	13	0,406
		ENN_MN	131	145	65	-0,06	0,95	-0,06	0,95	11	12	0,976
		ED	137	188	59	-1,03	0,30	-1,03	0,30	12	13	0,320
	Anneaux	PD	45	60	17	-0,96	0,34	-0,96	0,34	7	7	0,383
		AREA_MN	60	45	17	0,96	0,34	0,96	0,34	7	7	0,383
		UI	45	60	17	-0,96	0,34	-0,96	0,34	7	7	0,383
		SIDI	41	64	13	-1,47	0,14	-1,47	0,14	7	7	0,165
		AI	51	54	23	-0,19	0,85	-0,19	0,85	7	7	0,902
		FRAC_MN	51	54	23	-0,19	0,85	-0,19	0,85	7	7	0,902
		ENN_MN	52	53	24	-0,06	0,95	-0,06	0,95	7	7	1,000
		ED	36	69	8	-2,11	0,04	-2,11	0,04	7	7	0,038

Annexe 15 : Détail des différences liées à la configuration spatiale de la composante ligneuse, aux niveaux (a) inter-sites, (a & b) inter et intra-catégories de sites.

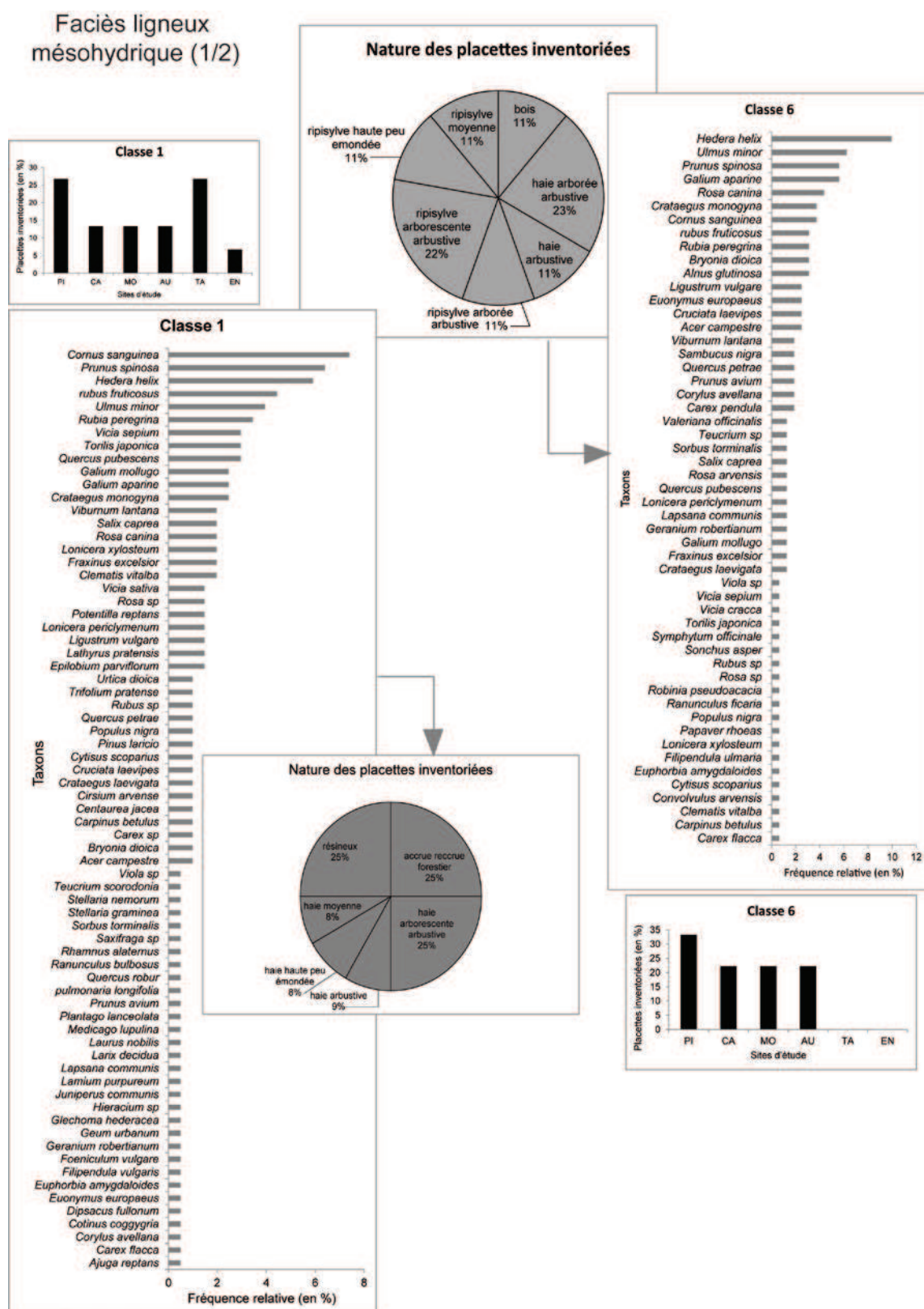
Annexe 16

Taxons	Code taxon BONFF v5	Code nomenclature BONFFv5	Famille	Contribution des taxons pour <i>Apis mellifera</i> L.	Périodes de floraison																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																							
					Hivernale				Prévernale				Vernale				Estivale				Estivo-automnale				Hivernale																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																			
					mi jan				mi mars				mi avril				mi mai				mi juin				mi juillet				mi août				mi sept				mi oct				mi nov				mi déc																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																															
					S.2	S.4	S.6	S.8	S.10	S.12	S.14	S.16	S.18	S.20	S.22	S.24	S.27	S.29	S.32	S.34	S.36	S.38	S.40	S.42	S.44	S.46	S.48	S.50																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																
																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																												</

Annexe 17

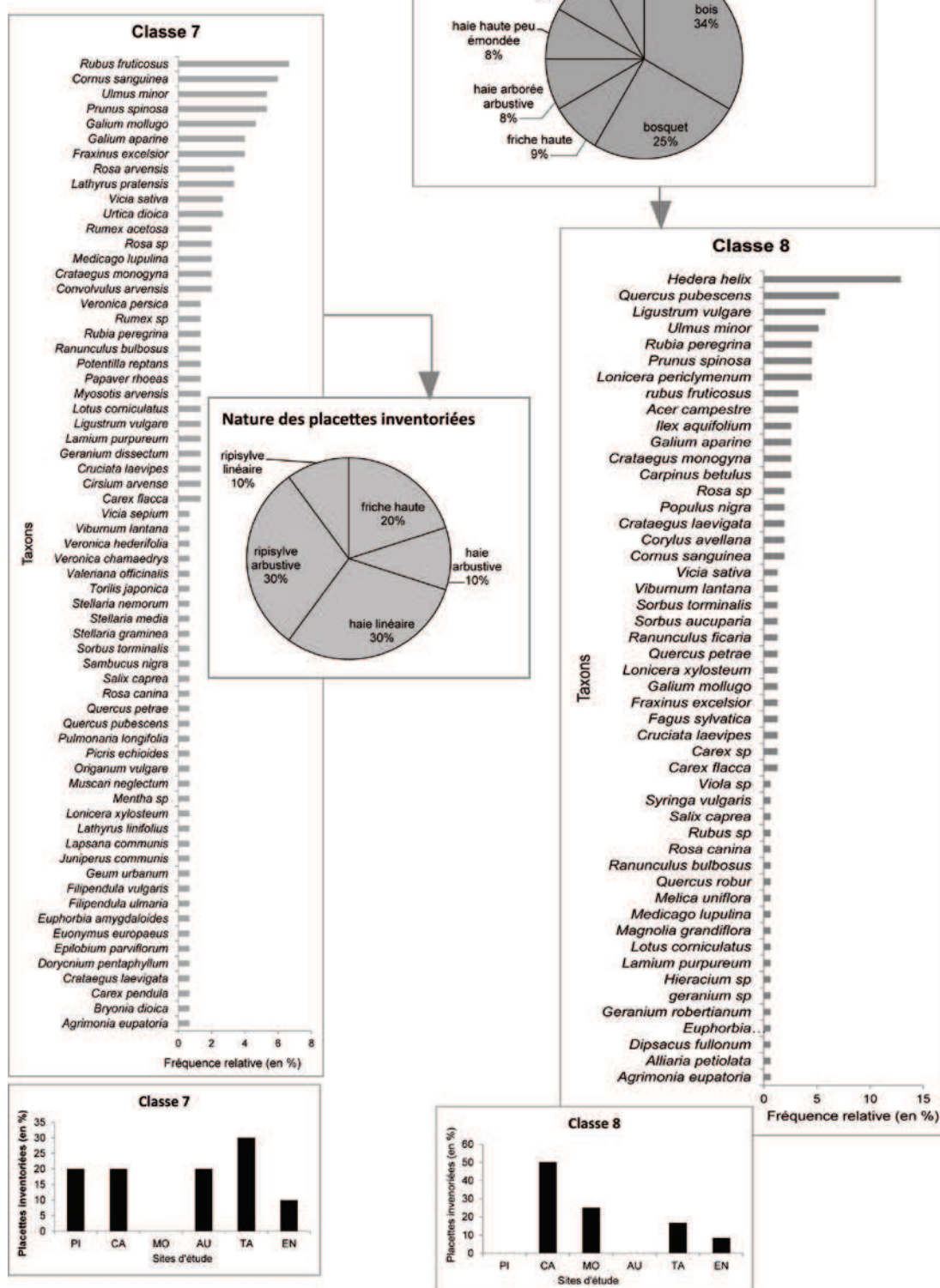
Taxons	Code taxon BDNF F v5	Code nomenclature BDNFFv5	Famille	Contribution des taxons pour <i>Apis mellifera</i> L.	Périodes de floraison																											
					Hivernale				Prévernale				Vernale				Estivale				Estivo-automnale				Hivernale							
					mi janv	fin janv	mi fév	fin fév	mi mars	fin mars	mi avril	fin avril	mi mai	fin mai	mi juin	fin juin	mi juil	fin juil	mi août	fin août	mi sept	fin sept	mi oct	fin oct	mi nov	fin nov	mi déc	fin déc				
					S.2	S.4	S.6	S.8	S.10	S.12	S.14	S.16	S.18	S.20	S.22	S.24	S.27	S.29	S.32	S.34	S.36	S.38	S.40	S.42	S.44	S.46	S.48	S.50				
<i>Acer campestre</i>	2	142	Sapindaceae	pollen	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Aesculus hippocastanum</i>	3465	1053	Zosteraceae	nectar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Adiantum alatum</i>	-	-	Sinorubaceae	pollen	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Alnus glutinosa</i>	1321	3318	Betulaceae	nectar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Buxus sempervirens</i>	1842	11691	Buxaceae	pollen	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Calluna vulgaris</i>	2851	12262	Ericaceae	nectar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Carpinus betulus</i>	2476	16950	Betulaceae	pollen	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Corylus avellana</i>	1329	19097	Betulaceae	nectar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Corylus rostrata</i>	54	19137	Betulaceae	pollen	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Cotinus coggygria</i>	30000	75031	Anacardiaceae	nectar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Crataegus laevigata</i>	5590	15495	Rubaceae	pollen	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Crataegus monogyna</i>	9655	21059	Rubaceae	nectar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Cytisus scoparius</i>	19486	19486	Fabaceae	pollen	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Eucalyptus sp</i>	-	-	Myrtaceae	nectar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Euonymus europaeus</i>	2298	26334	Celastraceae	pollen	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Fagus sylvatica</i>	3260	26445	Fagaceae	nectar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Fraxinus excelsior</i>	30618	75662	Oleaceae	pollen	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Fraxinus sp</i>	-	-	Oleaceae	nectar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Hedera helix</i>	10318	-	Araliaceae	pollen	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Ilex aquifolium</i>	326	35076	Aquifoliaceae	nectar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Juglans regia</i>	3506	36333	Juglandaceae	pollen	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Juniperus communis</i>	12343	36779	Cupressaceae	nectar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Larix decidua</i>	7272	37689	Pinaceae	pollen	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Laurus nobilis</i>	3750	38070	Lauraceae	nectar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Ligustrum vulgare</i>	3655	38945	Oleaceae	pollen	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Lonicera periclymenum</i>	30219	NA	Caprifoliaceae	nectar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Lonicera xylosteum</i>	1666	38620	Caprifoliaceae	pollen	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Magnolia grandiflora</i>	-	-	Magnolaceae	nectar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Malus sylvestris</i>	4761	40751	Rosaceae	pollen	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Pinus laricio</i>	7282	49064	Pinaceae	nectar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Pinus sylvestris</i>	7282	49064	Pinaceae	pollen	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Platanus occidentalis</i>	82320	82323	Platanaceae	nectar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Populus nigra</i>	13414	52040	Salicaceae	pollen	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Prunus avium</i>	13546	53423	Rosaceae	nectar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Prunus domestica</i>	-	-	Rosaceae	pollen	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Prunus sp</i>	-	-	Rosaceae	nectar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Prunus spinosa</i>	4847	53652	Rosaceae	pollen	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Quercus pedunculata</i>	13628	54527	Fagaceae	nectar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Quercus pubescens</i>	3293	54535	Fagaceae	pollen	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Quercus robur</i>	3295	54548	Fagaceae	nectar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Rhamnus alaternus</i>	13762	55790	Rhamnaceae	pollen	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Robinia pseudoacacia</i>	3124	56245	Fabaceae	nectar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Rosa arvensis</i>	4881	56523	Rosaceae	pollen	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Rosa canina</i>	30833	74898	Rosaceae	nectar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Rosa sp</i>	-	-	Rosaceae	pollen	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Rubia perigrina</i>	13967	57883	Rubiaceae	nectar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Rubus fruticosus</i>	4621	58089	Rubiaceae	pollen	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Rubus sp</i>	-	-	Rubiaceae	nectar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Salix babingtonia</i>	5142	55332	Salicaceae	pollen	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Salix caprea</i>	5146	58350	Salicaceae	nectar	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Salix sp</i>	-	-	Salicaceae	pollen	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
<i>Sambucus ebulus</i>	1957	60236	Adoxaceae	nectar	1	1	1	1	1																							

Annexe 18



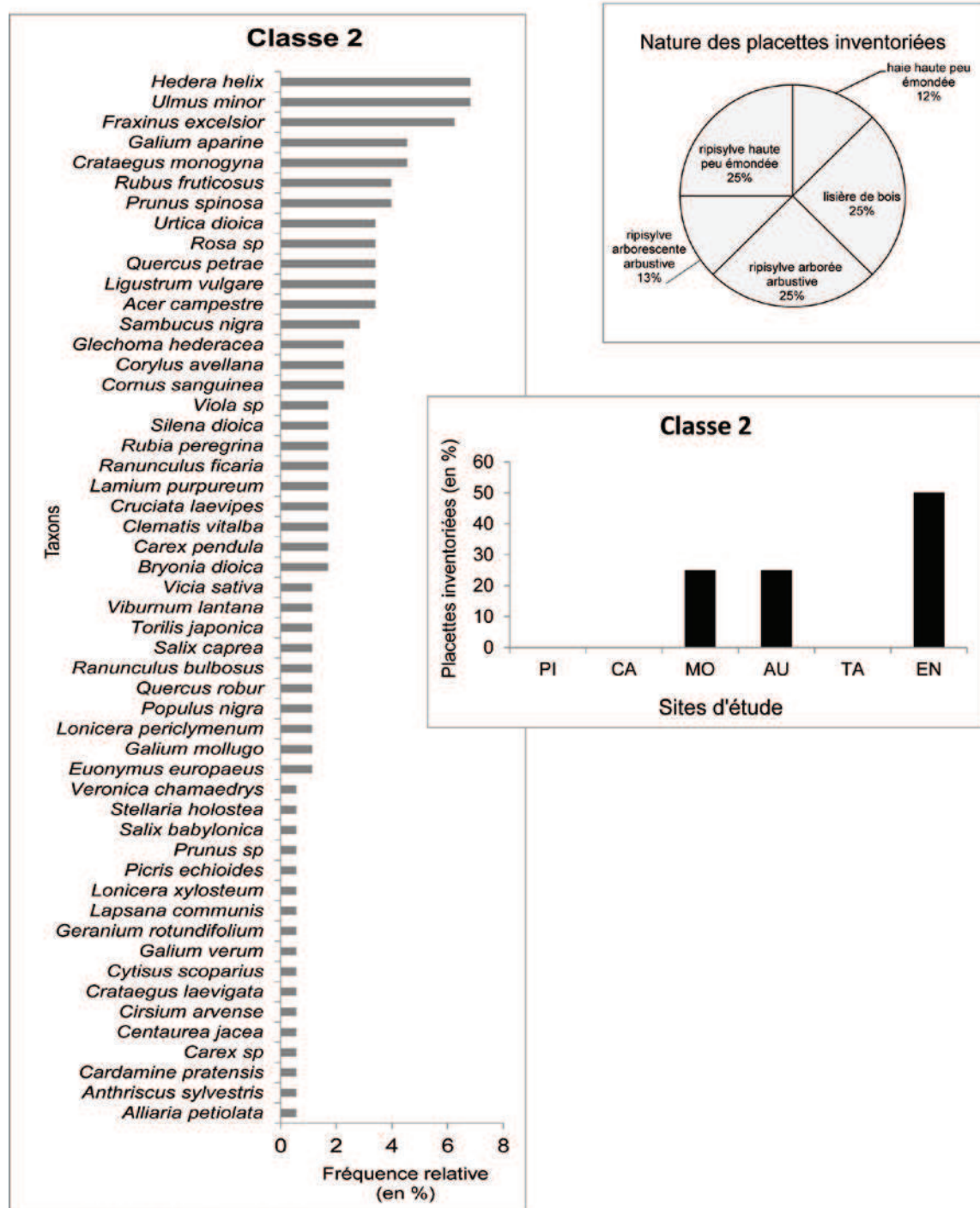
Annexe 18 : Profil des classes associées au faciès ligneux mésohydrique (1/2).

Annexe 19

Faciès ligneux
mésohydrique (2/2)Annexe 19 : Profil des classes associées au faciès ligneux mésohydrique
(2/2)

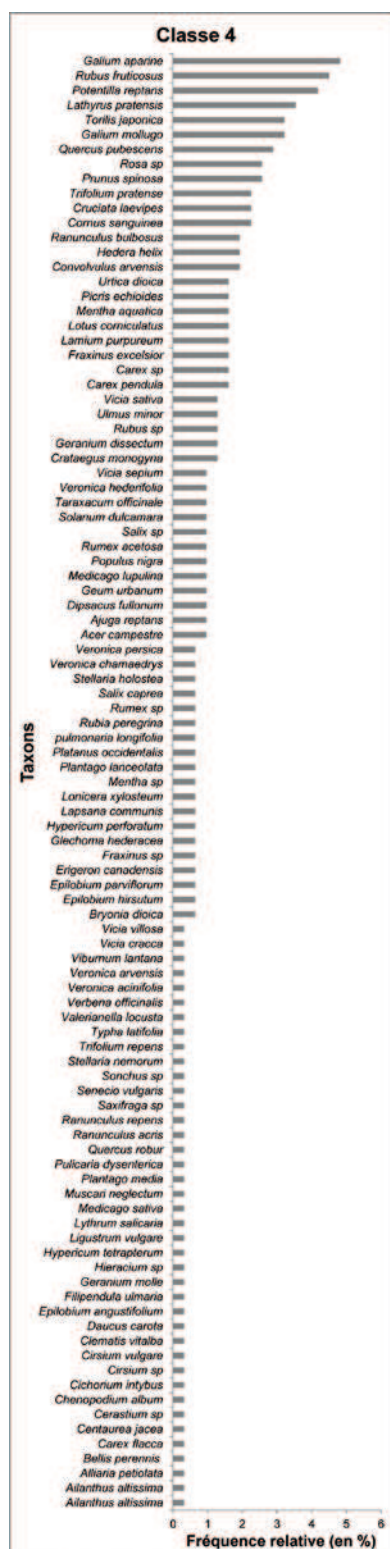
Annexe 20

Faciès ligneux mésohydrique à hygrophile

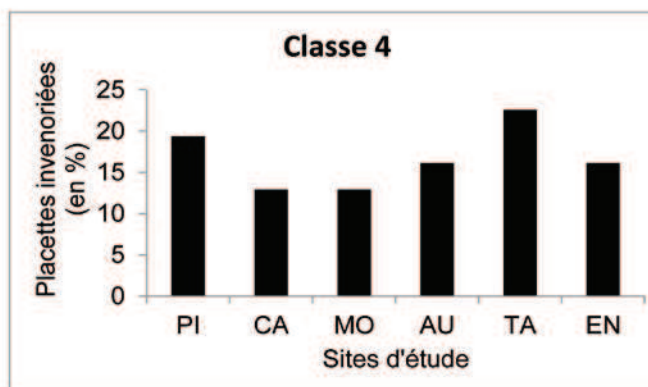
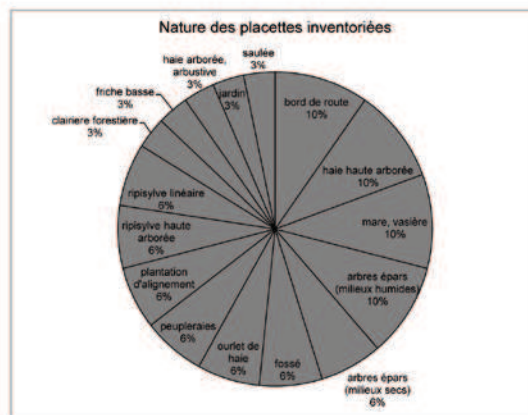


Annexe 20 : Profil de la classe associée au faciès ligneux mésohydrique à hygrophile

Annexe 21

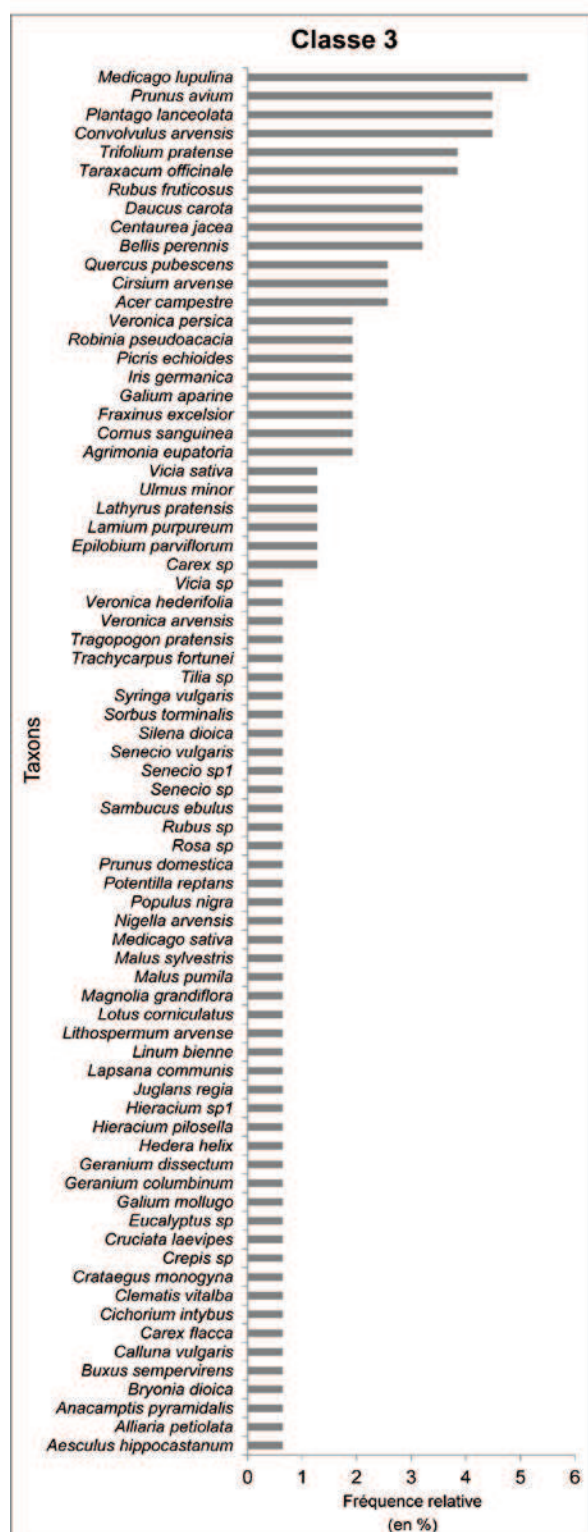


Faciès mixte

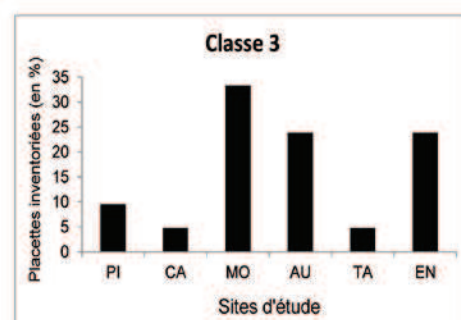
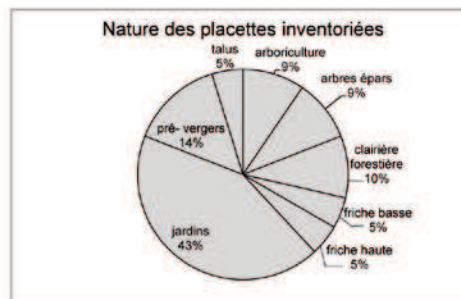


Annexe 21 : Profil de la classe associée au faciès mixte

Annexe 22

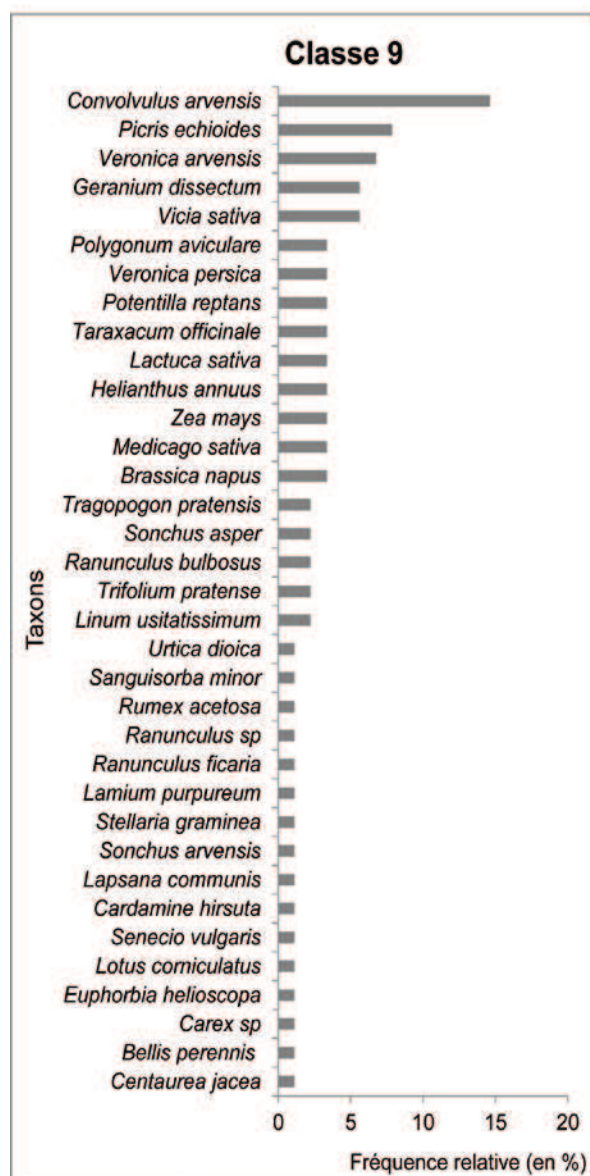


Faciès jardiné

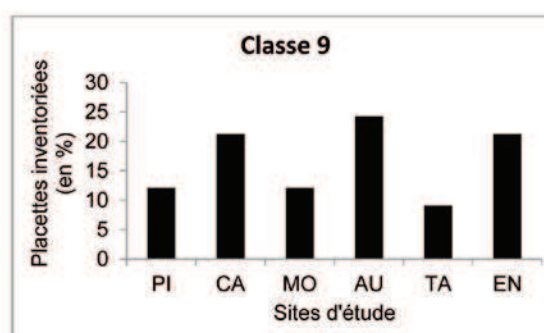


Annexe 22 : Profil de la classe associée au faciès jardiné

Annexe 23



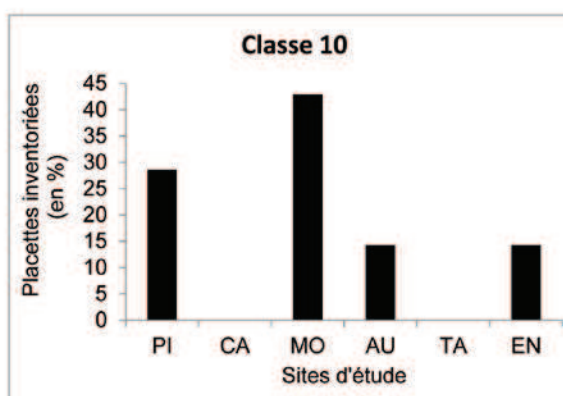
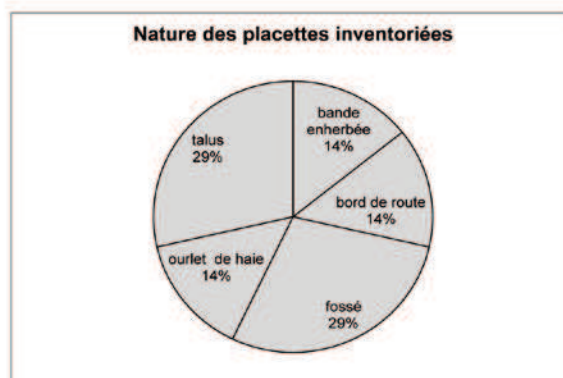
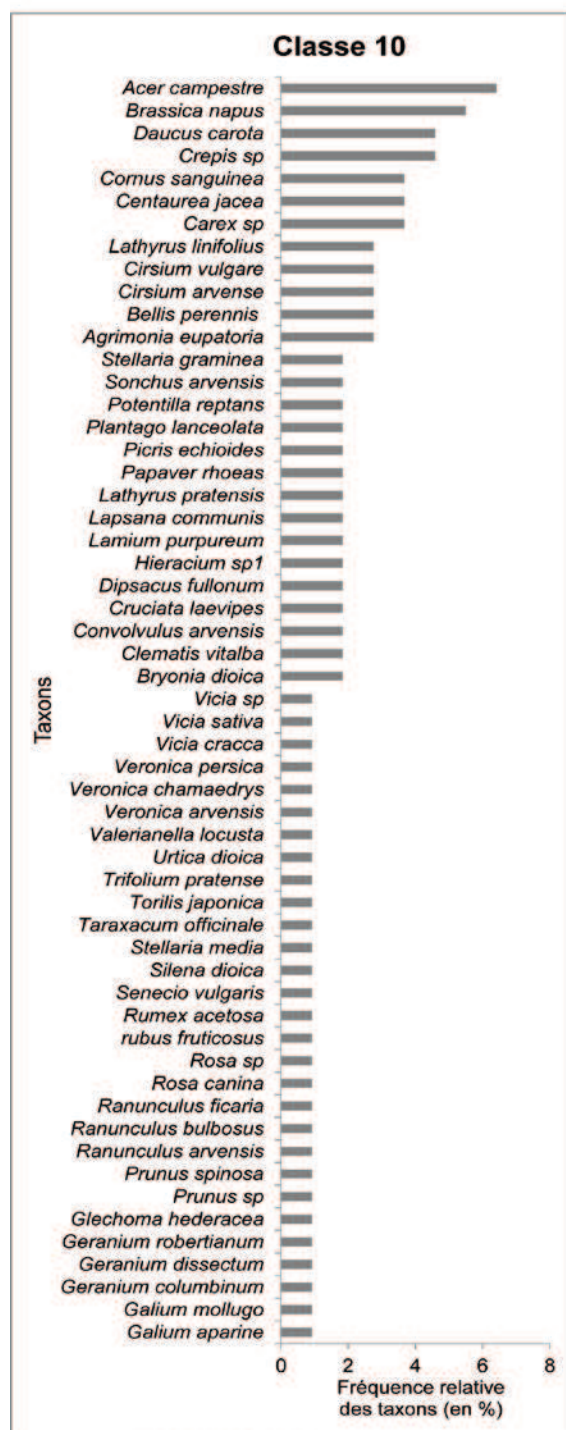
Faciès cultivé



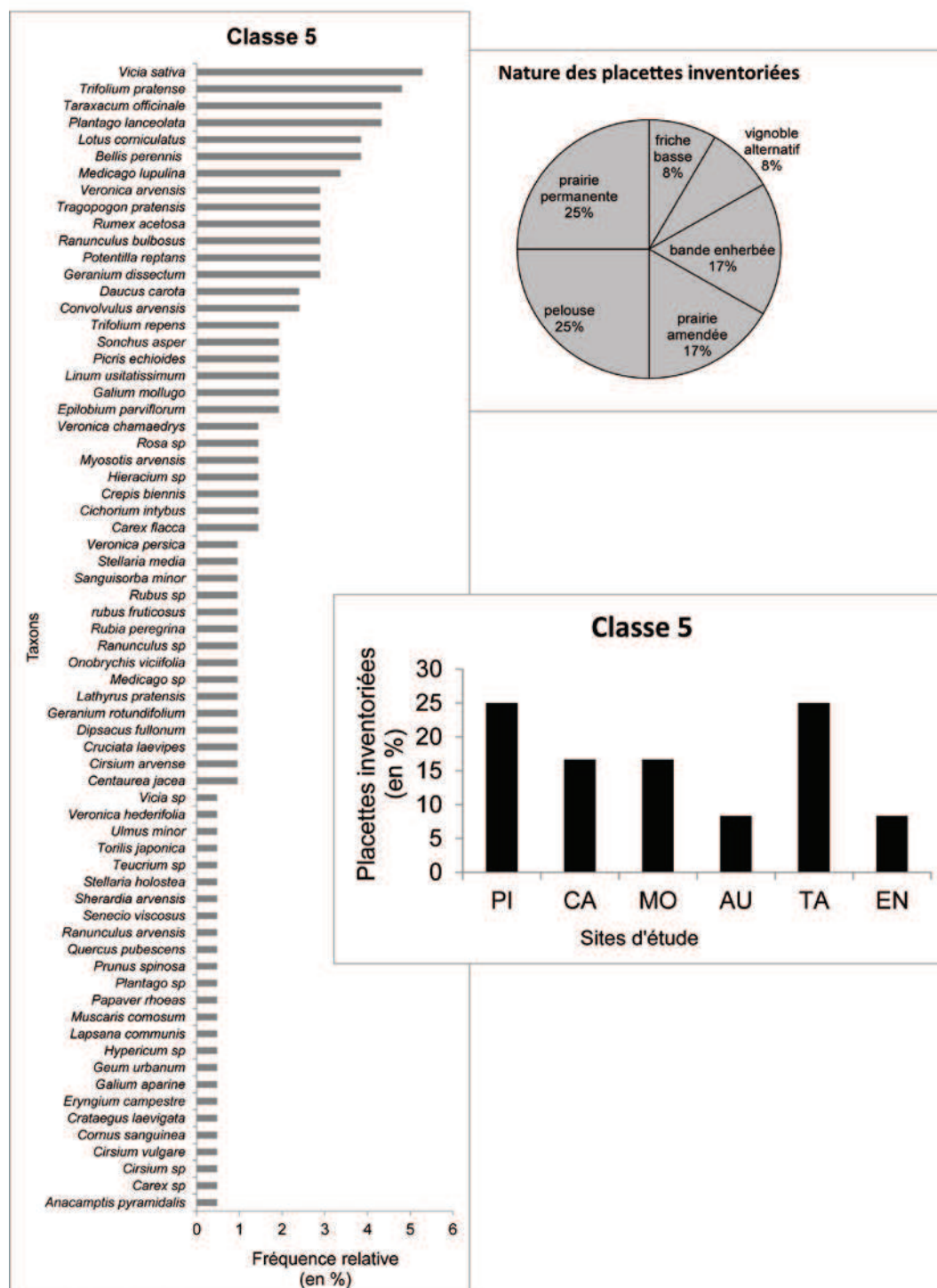
Annexe 23 : Profil de la classe associée au faciès cultivé

Annexe 24

Faciès de transition



Annexe 24 : Profil de la classe associée au faciès de transition



Annexe 25 : Profil de la classe associée au faciès prairial

Annexe 26

1	Taxons	Espèces mellifères	Production journalière de miel Kg / ha	Références bibliographiques
	<i>Aesculus hippocastanum</i>	1	12,1	2,3
	<i>Acer campestre</i>	1	4,0	2,6
	<i>Agrimonia eupatoria</i>	1	—	2,5
	<i>Ajardinus altissima</i>	1	4,4	2,6
	<i>Ajuga reptans</i>	1	7,6	2,6
	<i>Alcornoque</i>	1	—	9
	<i>Allium sativum</i>	1	—	2
	<i>Allium sp</i>	1	—	2
	<i>Aulus glutinosa</i>	1	—	2
	<i>Anacamptis pyramidalis</i>	1	—	5
	<i>Anagallis arvensis</i>	1	—	2
	<i>Anthriscus sylvestris</i>	1	3,0	2,3
	<i>Belis perennis</i>	1	1,6	2,3
	<i>Brassica napus</i>	1	7,0	2,6
	<i>Bryonia dioica</i>	1	—	2,7
	<i>Buxus sempervirens</i>	1	—	2,6
	<i>Calluna vulgaris</i>	1	4,6	2,6
	<i>Cannabis sativa</i>	1	—	données terrain
	<i>Candamine hirsuta</i>	1	—	2,5
	<i>Candamine pratensis</i>	1	1,3	2,3
	<i>Carex sp</i>	1	—	5
	<i>Carpinus betulus</i>	1	—	2
	<i>Centaurea jacea</i>	1	7,6	2,6
	<i>Chenopodium album</i>	1	—	5
	<i>Cichorium intybus</i>	1	0,8	2,6
	<i>Cirsium arvense</i>	1	3,9	2,3,3
	<i>Cirsium palustre</i>	1	12,1	2,3
	<i>Cirsium sp</i>	1	12,1	2,3
	<i>Cirsium vulgare</i>	1	12,1	2,3
	<i>Clematis vitalba</i>	1	—	2
	<i>Corvolvulus arvensis</i>	1	1,6	2,3
	<i>Cornus sanguinea</i>	1	1,6	2,3
	<i>Corylus avellana</i>	1	—	2,3
	<i>Crataegus laevigata</i>	1	1,3	2,6
	<i>Crataegus monogyna</i>	1	1,3	2,6
	<i>Crepis biennis</i>	1	—	2
	<i>Crepis sp</i>	1	—	2
	<i>Cruciatia levis</i>	1	—	5
	<i>Cytisus scoparius</i>	1	6,1	2,3
	<i>Daucus carota</i>	1	3,3	2,3
	<i>Dipsacus filiformis</i>	1	11,4	2,6
	<i>Dorycnium pentaphyllum</i>	1	—	9
	<i>Epiobium angustifolium</i>	1	29,6	2,3
	<i>Epiobium hirsutum</i>	1	3,1	2,3
	<i>Eryngium compestre</i>	1	4,4	1,2,5
	<i>Eucalyptus sp</i>	1	—	données terrain
	<i>Eucorymus europaeus</i>	1	—	2,5
	<i>Euphorbia amygdaloides</i>	1	—	5,7,2
	<i>Euphorbia helioscopia</i>	1	—	2,5
2	Taxons	Espèces mellifères	Production journalière de miel Kg / ha	Références bibliographiques
	<i>Fagopyrum esculentum</i>	1	6,6	5
	<i>Fagus sylvatica</i>	1	—	2,7
	<i>Filipendula ulmaria</i>	1	—	3,5,2
	<i>Filipendula vulgaris</i>	1	—	2,5
	<i>Foeniculum vulgare</i>	1	—	2
	<i>Fraxinus excelsior</i>	1	—	5,7,2
	<i>Fraxinus sp</i>	1	—	5,7,2
	<i>Galium mollugo</i>	1	—	2
	<i>Galium verum</i>	1	—	2
	<i>Geranium columbinum</i>	1	—	2,5
	<i>Geranium dissectum</i>	1	—	5
	<i>Geranium mole</i>	1	—	2,5
	<i>Geranium robertianum</i>	1	—	2,5
	<i>Geranium rotundifolium</i>	1	—	2,5
	<i>Geum urbanum</i>	1	—	2,5
	<i>Glechoma hederacea</i>	1	7,4	3
	<i>Hedera helix</i>	1	48,5	3
	<i>Helleborus annuus</i>	1	1,5	6,2
	<i>Hieracium pilosella</i>	1	—	2,5
	<i>Hypericum perforatum</i>	1	—	2,5
	<i>Hypericum sp</i>	1	—	2
	<i>Hypericum tetraetrum</i>	1	—	2
	<i>Ilex aquifolium</i>	1	2,5	2
	<i>Iris germanica</i>	1	—	5
	<i>Juglans regia</i>	1	—	2,3
	<i>Lactuca serotina</i>	1	—	2
	<i>Lamium maculatum</i>	1	2,0	2,1
	<i>Lamium purpureum</i>	1	1,0	2,1
	<i>Laportea communis</i>	1	—	2
	<i>Larix decidua</i>	1	0,7	2,3
	<i>Laus nobilis</i>	1	—	5
	<i>Ligustrum vulgare</i>	1	20,5	2,3,5
	<i>Linum bienne</i>	1	—	2
	<i>Linum catharticum</i>	1	1,5	2,3,5
	<i>Lonicera xylosteum</i>	1	10,7	6,2
	<i>Lotus corniculatus</i>	1	1,7	6,2
	<i>Lycopus europaeus</i>	1	—	2
	<i>Lythrum salicaria</i>	1	8,8	2,5,6
	<i>Magnolia grandiflora</i>	1	—	9
	<i>Malus domestica</i>	1	1,2	6
	<i>Malus pumila</i>	1	3,8	2,3
	<i>Malus sylvestris</i>	1	12,1	3
	<i>Malva neglecta</i>	1	2,4	2,6
	<i>Medicago sativa</i>	1	5,1	6,2
	<i>Medicago lupulina</i>	1	3,3	2,3
	<i>Medicago sativa</i>	1	5,1	6,2
	<i>Medicago sp</i>	1	0,6	2,3
	<i>Mentha aquatica</i>	1	3,1	2,3
	<i>Mentha sp</i>	1	10,9	2,3
	<i>Muscari neglectum</i>	1	—	5
	<i>Muscari comosum</i>	1	—	5
	<i>Myosotis arvensis</i>	1	—	6
	<i>Nigella arvensis</i>	1	—	7
	<i>Oenothera biennis</i>	1	7,1	6,2
	<i>Origanum vulgare</i>	1	19,0	6,2
	<i>Papaver rhoeas</i>	1	—	2,3
	<i>Picris echioides</i>	1	—	2,5
	<i>Pisum sativum</i>	1	1,6	2,3
	<i>Pisum sativum L</i>	1	3,3	3,7
	<i>Plantago lanceolata</i>	1	—	2,5
	<i>Plantago media</i>	1	—	2
	<i>Plantago sp</i>	1	—	2
	<i>Polygonum aviculare</i>	1	6,1	2,3
	<i>Populus nigra</i>	1	0,7	2,3
	<i>Potentilla reptans</i>	1	—	2
3	Taxons	Espèces mellifères	Production journalière de miel Kg / ha	Références bibliographiques
	<i>Prunus avium</i>	1	0,8	3
	<i>Prunus domestica</i>	1	1,9	6
	<i>Prunus sp</i>	1	0,5	6,2
	<i>Prunus spinosa</i>	1	0,7	6,2
	<i>Pulsatilla dysenterica</i>	1	—	2,5
	<i>Pulmonaria affinis</i>	1	—	2
	<i>Pulmonaria longifolia</i>	1	1,9	6
	<i>Quercus pubescens</i>	1	0,4	2,3
	<i>Quercus petraea</i>	1	0,4	2,3
	<i>Quercus robur</i>	1	0,4	2,3
	<i>Ranunculus acris</i>	1	0,8	2,3
	<i>Ranunculus arvensis</i>	1	0,8	2,3
	<i>Ranunculus bulbosus</i>	1	0,8	2,3
	<i>Ranunculus ficaria</i>	1	5,1	2,3
	<i>Ranunculus repens</i>	1	0,8	2,3
	<i>Ranunculus sp</i>	1	0,8	2,3
	<i>Rhamnus alaternus</i>	1	—	2
	<i>Robinia pseudoacacia</i>	1	7,9	6,2
	<i>Rosa arvensis</i>	1	—	2
	<i>Rosa canina</i>	1	1,2	2,3
	<i>Rubia perigrina</i>	1	—	2,5
	<i>Rubus fruticosus</i>	1	7,0	2,3
	<i>Rubus sp</i>	1	7,9	2,6
	<i>Rumex acetosa</i>	1	—	5
	<i>Salix babingtonia</i>	1	2,7	6,2
	<i>Salix caprea</i>	1	2,7	6,2
	<i>Salix sp</i>	1	2,7	6,2
	<i>Sambucus ebulus</i>	1	1,2	2,1
	<i>Sambucus nigra</i>	1	—	2,5
	<i>Sanguisorba minor</i>	1	—	2
	<i>Senecio inaequalis</i>	1	3,1	2,3
	<i>Senecio sp</i>	1	3,1	2,3
	<i>Senecio viscosus</i>	1	3,1	2,3
	<i>Senecio vulgaris</i>	1	3,1	2,3
	<i>Sieradella arvensis</i>	1	—	5
	<i>Silene dioica</i>	1	—	2,5
	<i>Solanum dulcamara</i>	1	—	6
	<i>Sonchus arvensis</i>	1	3,8	6,2
	<i>Sonchus asper</i>	1	—	2,5
	<i>Sonchus sp</i>	1	—	2,5
	<i>Sorbus aucuparia</i>	1	3,8	2,6
	<i>Sorbus domestica</i>	1	1,5	3
	<i>Stellaria holostea</i>	1	—	2
	<i>Stellaria media</i>	1	—	2
	<i>Symphytum officinale</i>	1	3,2	6
	<i>Taraxacum officinale</i>	1	1,0	6,2
	<i>Teucrium scorodonia</i>	1	30,5	6,2
	<i>Teucrium sp</i>	1	—	données terrain
	<i>Tilia sp</i>	1	17,8	6
	<i>Trachycarpus fortunei</i>	1	—	données terrain
	<i>Trifolium repens</i>	1	2,4	6,2,4
	<i>Trifolium pratense</i>	1	4,8	6,2
	<i>Typha latifolia</i>	1	—	données terrain
	<i>Ulmus minor</i>	1	—	6,2
	<i>Urtica dioica</i>	1	—	5
	<i>Valeriana officinalis</i>	1	12,1	3,2
	<i>Valeriana locusta</i>	1	—	5
	<i>Verbena officinalis</i>	1	—	2,5
	<i>Veronica arvensis</i>	1	—	2
	<i>Veronica chamaedrys</i>	1	—	2
	<i>Veronica hederifolia</i>	1	—	2
	<i>Veronica persica</i>	1	—	2
	<i>Viburnum lantana</i>	1	—	2
	<i>Vicia cracca</i>	1	2,5	6,2
	<i>Vicia faba L.</i>	1	1,2	6,2,4
	<i>Vicia sativa</i>	1	6,1	3,5
	<i>Vicia sepium</i>	1	6,1	2,3
	<i>Vicia sp</i>	1	6,1	2,3
	<i>Vicia villosa</i>	1	1,6	6,2
	<i>Viola sp</i>	1	—	2
	<i>Vitis vinifera</i>	1	—	2,5
	<i>Zea mays</i>	1	—	2,3

Codes	Références bibliographiques
1	Crane et al., 1984
2	Briane, 1993
3	Janssens et al., 2005
4	Guerriat, 2000
5	Odoux et al., 2005
6	Koltowski, 2006
7	Bonnier, 1986
8	Popovici et al., 2007
9	Siberfeld et al., 2013

Annexe 26 : Liste des taxons d'intérêt mellifère retenus pour le calcul de l'indice PPM. Les valeurs journalières présentées dans les tableaux ci-dessus ont été recalculées à partir des données initiales obtenues dans la littérature scientifique.

Annexe 27

Échelles spatiales d'analyse	Corrélations étudiées	N Actifs	R de Spearman	t(N-2)	p-value
Tout le paysage ou unité fonctionnelle	PPM / sites	6	-1		
	PPM / catégories de sites	6	-0,96	-6,53	0,003
	PPM / PD	6	-0,31	-0,66	0,544
	PPM / AREA_MN	6	0,31	0,66	0,544
	PPM / IJI	6	-0,26	-0,53	0,623
	PPM / SIDI	6	-0,49	-1,11	0,329
	PPM / AI	6	-0,89	-3,82	0,019
	PPM / ENN_MN	6	0,26	0,53	0,623
La composante ligneuse	PPM / Phénophase	30	-0,14	-0,74	0,464
	PPM / Sites	30	-0,01	-0,05	0,958
	PPM / catégories de sites	30	-0,20	-1,07	0,294
	PPM / PD	30	-0,32	-1,77	0,088
	PPM / AREA_MN	30	0,32	1,77	0,088
	PPM / IJI	30	0,04	0,21	0,836
	PPM / SIDI	30	-0,15	-0,80	0,429
	PPM / AI	30	0,34	1,91	0,067
	PPM / FRAC_MN	30	-0,11	-0,57	0,573
	PPM / ENN_MN	30	-0,24	-1,31	0,201
	PPM / ED	30	0,17	0,91	0,368
	PPM / surface	30	0,34	1,91	0,067
Les surfaces cultivées	PPM / Phénophases	30	0,54	3,36	0,002
	PPM / Sites	30	-0,01	-0,08	0,939
	PPM / catégories de sites	30	-0,14	-0,73	0,471
	PPM / PD	30	-0,14	-0,77	0,450
	PPM / AREA_MN	30	0,14	0,77	0,450
	PPM / IJI	30	-0,11	-0,58	0,565
	PPM / SIDI	30	-0,22	-1,17	0,253
	PPM / AI	30	-0,28	-1,56	0,130
	PPM / ENN_MN	30	0,07	0,38	0,709
	PPM / surfaces	30	-0,33	-1,82	0,079

Test de corrélation R de Spearman

Annexe 27 : Étude des corrélations entre l'organisation spatiale et le Potentiel de Production de Miel (en tonnes) à l'échelle des unités et sous-unités fonctionnelles.

Annexe 28

Intérêt trophique de l'espèce	Taxons	Pourcentage de grains	Sous-unité fonctionnelle associée
p.n	<i>Helianthus annuus</i>	26.2	Cultures
p.n	<i>Brassica napus</i>	12.9	Cultures
p	<i>Mercurialis annua</i>	11.2	Cultures
p.n.m	<i>Salix babylonica</i>	8.9	Ligneux humides
p.n	<i>Rubus fruticosus</i>	8.8	Ligneux
p.n.m	<i>Rosaceae (fruitiers)</i>	3.8	Ligneux
p.n	<i>Castanea sativa</i>	3.1	Ligneux / espaces verts
p.n	<i>Lotus corniculatus</i>	2.5	Prairies
p	<i>Poaceae</i>	2.3	Prairies / espaces verts
p	<i>Plantago lanceolata</i>	2.1	Prairies / espaces verts
p	<i>Chenopodium album</i>	2.1	Ligneux humides / cultures
p.n	<i>Trifolium repens</i>	1.3	Prairies
p.n.m	<i>Quercus petrae</i>	1.2	Ligneux
-	Indéterminé	1.2	-
p.n	<i>Brassicaceae</i>	1.1	Ligneux / cultures
p	<i>Solanaceae</i>	0.9	Espaces verts / cultures
p	<i>Papaver rhoeas</i>	0.8	Ligneux / prairies / cultures
p.n.m	<i>Acer campestre</i>	0.7	Ligneux
p	<i>Zea mays</i>	0.7	Cultures
p.n	<i>Onobrychis viciifolia</i>	0.7	Prairies
p.n	<i>Vicia faba L.</i>	0.6	Prairies
p.n	<i>Apiaceae</i>	0.5	Prairies / ligneux
p.n	<i>Parthenocissus sp</i>	0.4	Espaces verts
p.n	<i>Cichorium intybus</i>	0.3	Prairies
p.n	<i>Comus sanguinea</i>	0.3	Ligneux
p.n	<i>Filipendula ulmaria</i>	0.3	Ligneux humides
p.n	<i>Trifolium pratense</i>	0.3	Prairies / espaces verts
n	<i>Carduus sp</i>	0.3	Ligneux / prairies
p.n	<i>Fagopyrum esculentum</i>	0.2	Cultures
p	<i>Hypericum perforatum</i>	0.2	Ligneux humides
p.n	<i>Convolvulus arvensis</i>	0.2	Cultures / espaces verts
n.m	<i>Robinia pseudoacacia</i>	0.2	Ligneux / espaces verts
p	<i>Eucalyptus sp</i>	0.2	Ligneux
p.n	<i>Medicago sativa</i>	0.2	Prairies / espaces verts
p	<i>Tamus communis</i>	0.2	Ligneux
p.n	<i>Centaurea jacea</i>	0.2	Prairies
p.n	<i>Vitis vinifera</i>	0.2	Cultures
p.n	<i>Aesculus hippocastanum</i>	0.2	Espaces verts
p.n	<i>Polygonum aviculare</i>	0.2	Cultures
p.n	<i>Buddleja davidii</i>	0.2	Espaces verts
p	<i>Cannabis sativa</i>	0.2	Cultures
p	<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	0.1	Cultures
p	<i>Anagallis arvensis</i>	0.1	Cultures / espaces verts
p.n	<i>Lythrum salicaria</i>	0.1	Prairies humides
p.n	<i>Taraxacum officinale</i>	0.1	Prairies
p	<i>Ruscus aculeatus</i>	0.1	Ligneux
p	<i>Trachycarpus fortunei</i>	0.1	Espaces verts
p.m	<i>Betulaceae</i>	0.1	Ligneux
p.n	<i>Gleditsia sp</i>	0.1	Espaces verts
p.m	<i>Fagus sylvatica</i>	0.1	Ligneux
m	Mielat (spores)	0.1	Cultures / ligneux
p.n	<i>Asteraceae</i>	0.1	Prairies
n	<i>Persicaria maculosa</i>	0.1	Cultures
p	<i>Clematis vitalba</i>	0.0	Ligneux
p	<i>Matricaria sp</i>	0.0	Prairies, cultures, espaces verts
p.n	<i>Ranunculaceae</i>	0.0	Prairies humides
p	<i>Juniperus communis</i>	0.0	Ligneux
p.n	<i>Bryonia dioica</i>	0.0	Ligneux
p.n	<i>Tilia sp</i>	0.0	Espaces verts
p	<i>Carex sp</i>	0.0	Prairies / ligneux humides
n.m	<i>Cucurbitaceae (Cucurbitaceae)</i>	0.0	Cultures / espaces verts
p	<i>Belis perennis</i>	0.0	Prairies / espaces verts
p.n	<i>Hedera helix</i>	0.0	Ligneux
p.m	<i>Pinus lancia (nigra)</i>	0.0	Ligneux
p.n	<i>Malva neglecta</i>	0.0	Espaces verts
p.n	<i>Erica scoparia</i>	0.0	Ligneux
n	<i>Oenothera biennis</i>	0.0	Prairie / espaces verts
p.n	<i>Roseda lutea</i>	0.0	Cultures (friches)
p.n	<i>Rhamnus alaternus</i>	0.0	Ligneux
p	<i>Artemisia vulgaris</i>	0.0	Espaces verts / prairies
p.n	<i>Fabaceae</i>	0.0	Ligneux / prairies
p.n	<i>Melilotus officinalis</i>	0.0	Cultures, prairies
p	<i>Ulex europaeus</i>	0.0	Ligneux
p	<i>Ulmus minor</i>	0.0	Ligneux
p	<i>Typha latifolia</i>	0.0	Prairies
n	<i>Phacelia tanacetifolia</i>	0.0	Prairies
p.n	<i>Ailanthus altissima</i>	0.0	Ligneux
n	<i>Juglans regia</i>	0.0	Cultures / espaces verts

Annexe 28 : Liste des taxons identifiés dans les échantillons de miel

Annexe 29

2010 - Sites PF	Phénophases	Semaines	cellules ouvrières	cellules mâles	poids réserves de miel	cellules œufs	cellules larves	cellules operculées	réserves pollen	mortalité
Différences intra- catégories de sites	Prévernale	S.17	0,556	0,730	1,000	0,556	0,905	0,413	0,905	0,700
	Vernale	S.19	0,286	0,413	0,730	0,905	0,730	1,000	0,905	0,700
		S.21	0,413	0,905	0,730	0,905	0,730	0,905	0,111	0,700
		S.23	0,190	0,730	0,413	0,730	0,190	0,413	0,413	0,200
		S.25	0,190	0,730	0,413	0,730	0,190	0,413	0,413	0,200
	Estivale	S.27	0,413	0,413	0,190	0,730	0,286	0,556	0,730	0,700
		S.29	0,063	0,111	0,111	0,905	0,556	0,905	0,286	0,400
		S.31	0,413	0,905	0,016	0,730	0,286	0,286	0,730	0,200
	Estivo-automnale	S.33	0,413	0,286	0,016	0,730	0,905	1,000	0,413	0,200
		S.35	0,556	0,063	0,413	0,063	0,905	0,190	0,111	0,100
		S.37	0,063	0,190	0,413	0,286	0,111	0,032	0,190	1,000

Dans la catégorie de site PF, les différences significatives se traduisent par des moyennes plus élevées pour CA

2010 - Sites PI	Phénophases	Semaines	cellules ouvrières	cellules mâles	poids réserves de miel	cellules œufs	cellules larves	cellules operculées	réserves pollen	mortalité
Différences intra- catégories de sites	Prévernale	S.17	0,128	0,383	0,686	0,383	0,383	1,000	0,383	0,343
	Vernale	S.19	0,259	1,000	0,710	0,456	0,620	0,456	0,710	0,343
		S.21	0,259	0,128	0,038	0,165	0,209	0,165	1,000	0,343
		S.23	0,073	0,038	0,902	0,053	0,209	0,128	0,383	0,686
		S.25	0,097	0,209	0,805	0,902	0,902	0,128	0,259	0,343
	Estivale	S.27	0,209	0,383	0,259	0,535	0,209	0,097	0,097	0,686
		S.29	0,165	0,456	0,017	0,097	0,383	0,456	0,456	0,343
		S.31	0,128	0,456	0,001	0,902	0,535	0,902	0,259	0,343
	Estivo-automnale	S.33	0,097	1,000	0,011	0,620	0,097	0,710	0,902	—
		S.35	0,318	1,000	0,053	0,456	0,383	0,128	0,805	0,057
		S.37	0,209	—	0,026	0,128	0,383	0,259	0,209	0,343

Dans la catégorie de site PI les différences significatives se traduisent par des moyennes plus élevées pour MO

2010 - Sites PO	Phénophases	Semaines	cellules ouvrières	cellules mâles	poids réserves de miel	cellules œufs	cellules larves	cellules operculées	réserves pollen	mortalité
Différences intra- catégories de sites	Prévernale	S.17	0,534	0,234	0,267	0,035	0,534	0,234	0,295	0,267
	Vernale	S.19	0,836	0,731	0,101	0,945	0,731	0,534	0,945	0,267
		S.21	0,836	0,945	0,035	0,073	0,366	0,731	0,534	0,267
		S.23	0,445	0,181	0,234	0,534	0,731	0,731	0,035	0,133
		S.25	0,295	0,445	0,534	0,234	0,731	0,366	0,234	0,267
	Estivale	S.27	0,836	0,628	0,445	0,836	0,628	0,945	0,534	1,000
		S.29	0,945	0,073	0,073	0,181	0,234	0,445	0,836	1,000
		S.31	0,945	0,731	0,366	0,945	0,945	0,366	0,628	0,800
	Estivo-automnale	S.33	0,366	0,628	0,101	0,836	0,534	0,945	0,945	0,133
		S.35	0,051	0,234	0,035	0,445	0,073	0,731	0,051	1,000
		S.37	0,101	—	0,014	0,138	0,138	0,366	0,101	0,533

Dans la catégorie de site PO les différences significatives se traduisent par des moyennes plus élevées pour EN

Test U de Mann-Whitney

Annexe 29 : Étude de la significativité des différences entre les sites de même catégorie quant à l'évolution des THV des colonies tout au long de la saison, en 2010. Les valeurs en gras indiquent des différences significatives au seuil de $p \leq 0,05$ %. Le test de Mann-Whitney a été mobilisé.

Annexe 30

a)

2011 - Sites PF	Phénophases	Semaines	cellules ouvrières	cellules mâles	poids réserves de miel	pelotes pollen (g/24h)	cellules œufs	cellules larves	cellules operculées	réserves pollen	mortalité	population adulte
Différences intra-catégories de sites	Prévernale	S.14	0,620	0,209	0,011	0,038	0,710	0,620	0,535	0,620	0,805	0,383
		S.16	0,535	0,805	0,383	0,128	0,620	0,383	0,902	0,165	0,805	0,535
		S.18	0,902	0,620	0,128	0,383	0,318	0,902	0,805	0,535	0,805	0,710
	Vernale	S.20	0,710	0,383	0,383	0,383	0,805	0,710	0,902	0,710	1,000	0,383
		S.22	1,000	1,000	0,710	0,383	0,535	0,535	0,805	0,620	1,000	0,318
		S.24	0,710	0,902	1,000	0,165	1,000	0,620	0,710	0,209	0,259	0,902
	Estivale	S.26	0,710	0,710	0,535	1,000	0,902	0,456	0,620	0,620	0,535	0,535
		S.28	0,710	0,383	0,535	1,000	0,902	1,000	0,902	0,038	0,259	0,902
		S.30	0,535	0,710	0,318	0,902	0,535	0,456	0,165	0,902	0,259	0,383
	Estivo-automnale	S.32	0,535	0,902	0,165	0,128	0,209	0,535	0,318	0,209	0,535	0,902
		S.34	0,535	0,026	0,097	0,259	0,710	1,000	0,710	0,535	0,805	0,456
		S.36	0,209	0,128	0,038	0,805	0,456	1,000	0,805	0,902	0,209	0,710
		S.38	0,165	0,383	0,209	0,383	0,259	0,383	0,535	0,535	1,000	0,128

Dans la catégorie de site PF, les différences significatives se traduisent par des moyennes plus élevées pour PI

b)

2011 - Sites PI	Phénophases	Semaines	cellules ouvrières	cellules mâles	poids réserves de miel	pelotes pollen (g/24h)	cellules œufs	cellules larves	cellules operculées	réserves pollen	mortalité	population adulte
Différences intra-catégories de sites	Prévernale	S.14	0,876	0,048	1,000	0,048	0,755	0,755	0,755	0,432	0,106	0,432
		S.16	0,003	0,149	0,073	0,149	0,149	0,018	0,010	0,268	0,106	0,530
		S.18	0,073	0,530	0,003	0,073	0,639	1,000	0,003	1,000	0,106	0,048
	Vernale	S.20	0,106	1,000	0,003	0,018	0,106	0,530	0,073	0,343	0,268	0,030
		S.22	0,639	0,343	0,010	0,048	0,343	0,755	0,106	0,432	0,030	0,106
		S.24	0,106	1,000	0,030	1,000	0,149	0,202	0,530	0,005	0,202	0,030
	Estivale	S.26	0,106	0,268	0,073	0,432	0,268	0,432	0,048	0,073	0,106	0,003
		S.28	0,003	0,876	0,018	0,048	0,268	0,018	0,030	0,755	0,010	0,003
		S.30	0,003	0,755	0,030	0,003	0,106	0,432	0,106	0,048	0,010	0,010
	Estivo-automnale	S.32	0,003	1,000	0,048	0,073	0,432	0,530	0,030	0,432	0,202	0,073
		S.34	0,073	0,755	0,106	0,149	0,343	0,530	0,268	0,876	0,030	0,018
		S.36	0,639	—	0,073	0,268	0,639	0,530	0,073	0,530	0,018	0,073
		S.38	0,639	—	0,073	0,018	0,639	0,876	0,530	0,530	0,018	0,343

Dans la catégorie de site PI les différences significatives se traduisent par des moyennes plus élevées pour MO

c)

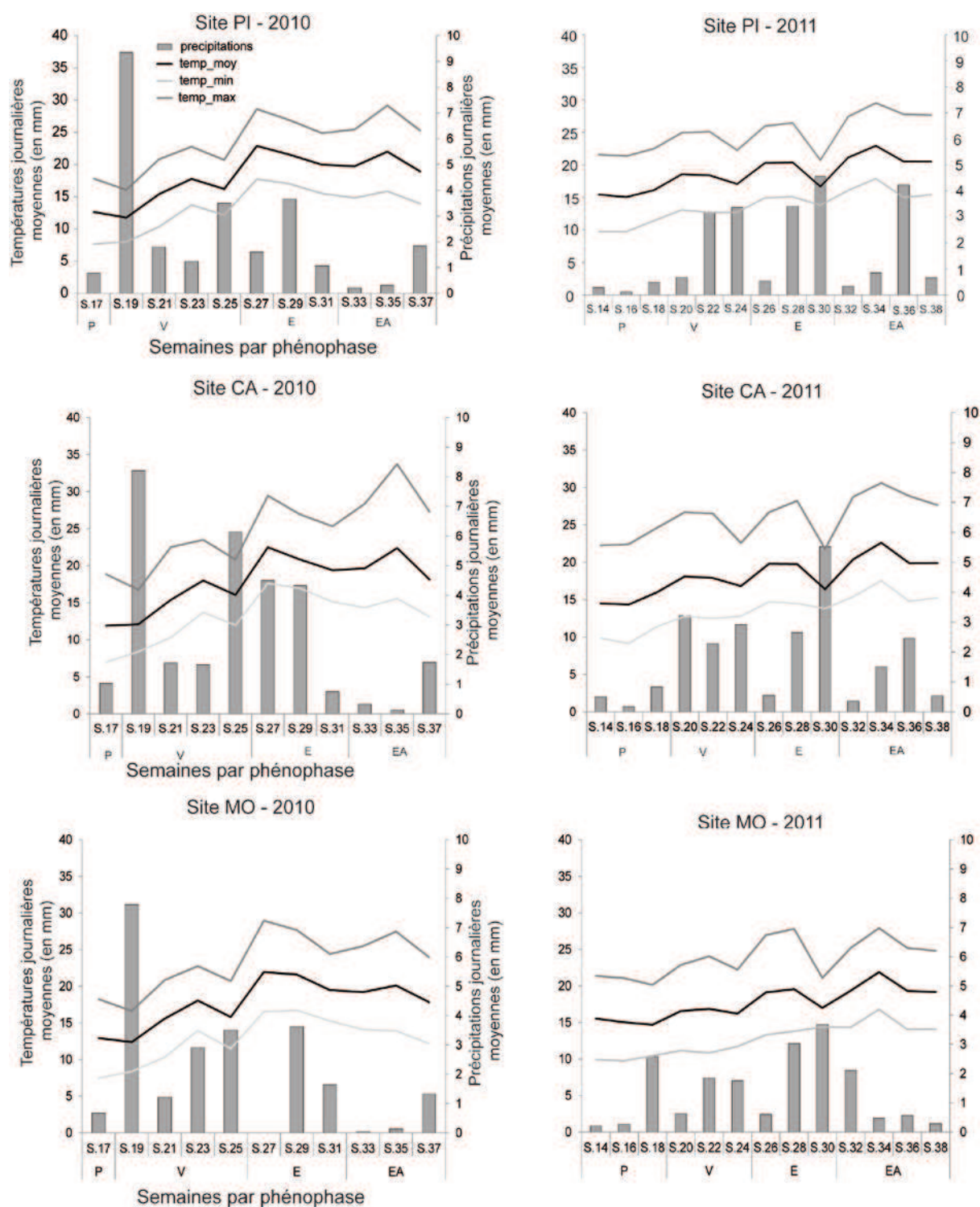
2011 - Sites PO	Phénophases	Semaines	cellules ouvrières	cellules mâles	poids réserves de miel	pelotes pollen (g/24h)	cellules œufs	cellules larves	cellules operculées	réserves pollen	mortalité	population adulte
Différences intra-catégories de sites	Prévernale	S.14	0,383	0,535	0,017	0,026	0,259	0,456	0,902	0,073	0,053	0,383
		S.16	1,000	1,000	0,053	0,535	0,383	1,000	0,318	0,805	0,053	0,710
		S.18	0,710	0,535	0,007	0,026	0,535	1,000	0,259	0,097	0,017	0,383
	Vernale	S.20	0,053	0,456	0,073	0,383	0,710	0,259	0,128	0,902	0,001	0,165
		S.22	0,710	0,902	0,805	0,165	1,000	0,902	0,097	0,535	0,001	1,000
		S.24	0,165	0,710	0,259	0,259	0,383	0,456	0,383	0,209	0,026	0,097
	Estivale	S.26	0,128	0,535	1,000	0,318	0,902	1,000	1,000	0,011	0,007	0,383
		S.28	0,535	0,805	0,017	0,026	0,165	0,259	0,535	0,710	0,011	0,535
		S.30	0,805	0,259	0,053	0,004	0,535	0,902	0,620	0,383	0,038	0,259
	Estivo-automnale	S.32	0,902	0,165	0,053	0,165	0,710	1,000	0,620	0,456	0,902	0,259
		S.34	0,902	0,902	0,097	0,259	0,902	0,902	0,456	0,318	0,073	0,710
		S.36	0,318	0,710	0,535	0,038	0,620	0,383	0,710	0,535	0,038	0,902
		S.38	0,710	—	0,383	0,259	0,620	0,209	1,000	0,710	0,073	0,535

Dans la catégorie de site PO les différences significatives se traduisent par des moyennes plus élevées pour EN

Test U de Mann-Whitney

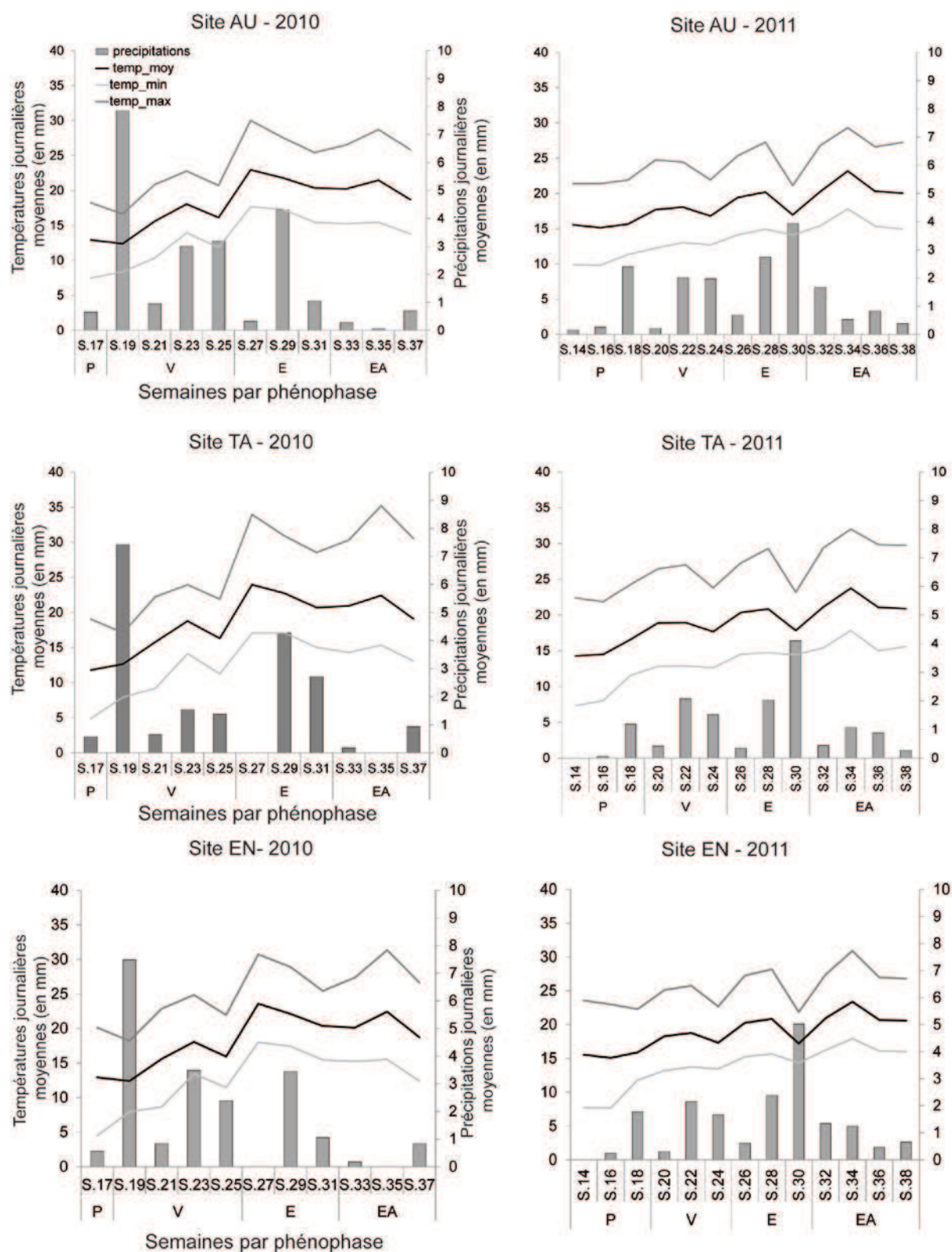
Annexe 30 : Étude de la significativité des différences entre les sites de même catégorie quant à l'évolution des THV des colonies tout au long de la saison, en 2011. Les valeurs en gras indiquent des différences significatives au seuil de $p \leq 0,05$ %. Le test de Mann-Whitney a été mobilisé

Annexe 31



Annexe 31 : Évolution des principaux paramètres climatiques locaux pour chacun des sites d'étude entre 2010 et 2011 (1 / 2)

Annexe 32



Annexe 32 : Évolution des principaux paramètres climatiques locaux pour chacun des sites d'étude, en 2010 et en 2011 (2 / 2)

Table des illustrations

Liste des figures

Figure 1 : Land-sparing versus land-sharing en contexte paysager agricole français, ou deux modèles d'organisation de l'espace	11.
Figure 2 : Indicateurs directs et indirects de biodiversité.	13
Figure 3 : Objet d'étude et question de départ	16
Figure 4 : Localisation de l'aire et des sites d'étude	18
Figure 5 : Indicateur de la diversité des assolements par commune, en France, entre 1970 et 2000.	31
Figure 6 : <i>Apis mellifera</i> L dans la classification systématique	37
Figure 7 : Évolution du nombre de colonies dans 18 pays européens entre 1965-1985 (a) et 1985-2005	39.
Figure 8 : Processus de pollinisation entomophile	42
Figure 9 : Niveau de dépendance des cultures vis-à-vis du service de pollinisation	43
Figure 10 : Évolution de l'offre disponible pour le service de pollinisation en Europe de l'Ouest entre 2005 et 2010 face à la demande.	44
Figure 11 : Illustration du réseau d'interactions mutualistes plantes-insectes	47
Figure 12 : Evolution du nombre de publications portant sur l'étude de la mortalité des colonies d'abeilles domestiques entre 1975 et 2013 (a), et répartition thématique des causes identifiées (b)	51
Figure 13 : État de l'art des facteurs de pertes et de mortalité des colonies d'abeilles domestiques (<i>Apis mellifera</i> L)	52
Figure 14 : Evolution du nombre de publications portant sur les stress environnementaux entre 1990 et 2013 (c), et répartition thématique des sous-facteurs (d).	53
Figure 15 : Une pluralité d'approches du rapport des pollinisateurs aux zones de ressources trophiques	76
Figure 16 : Bilan des apports de la composante ligneuse à l'agriculture	85
Figure 17 : Problématique de recherche	87
Figure 18 : Hypothèse 1 : la ressource trophique est conditionnée par la présence et l'organisation spatio-temporelle des ligneux.	88
Figure 19 : Hypothèse 3 : la composante ligneuse impacte positivement les THV des colonies.	89
Figure 20 : descriptif des objectifs de l'étude	89
Figure 21 : Caractérisation des structures paysagères théoriques	90
Figure 22 : Formalisation du Paysage-système	94
Figure 23 : Modèle d'analyse du paysage-système	97
Figure 24 : L'organisme en tant que système d'acquisition, de transformation et d'allocation des ressources entre ses différents besoins fondamentaux en interaction avec la ressource paysagère.	100
Figure 25 : Une approche géographique et écologique de la ressource trophique	102
Figure 26 : Composantes de l'hétérogénéité du paysage (a) et échelles d'analyse (b)	103
Figure 27 : Une approche transdisciplinaire des interactions entre l'abeille et le paysage via le concept de paysage-système	105
Figure 28 : Évolution des températures et précipitations moyennes mensuelles	107
Figure 29 : Réseau hydrographique du Gers	108
Figure 30 : Carte géologique du Gers	109
Figure 31 : Gascogne centrale – Coupe transversale à la vallée du Gers	110
Figure 32 : Cartographie des peuplements forestiers du Gers.	112
Figure 33 : Répartition de la SAU dans le département du Gers en 2010	114
Figure 34 : Cartographie des grands ensembles paysagers agricoles du Gers	115
Figure 35 : Démarche méthodologique globale : contenu et articulation des données	120
Figure 36 : Méthodologie mise en œuvre pour la délimitation d'une sous-aire d'étude homogène.	125
Figure 37 : Synthèse des principales méthodes d'échantillonnage	128
Figure 38 : Répartition spatiale des sites d'étude, pour chacune des strates	131
Figure 39 : Organisation de la base de données liée au Registre Parcellaire Graphique	138

Figure 40 : Procédure de collecte des données exogènes	141
Figure 41 : Extrait de la typologie des formes d'occupation du sol	144
Figure 42 : Approche méthodologique globale pour la constitution de la carte d'occupation du sol	149
Figure 43 : Organisation du plan d'échantillonnage	154
Figure 44 : Méthode de calcul de l'aire minimale	157
Figure 45 : Principales méthodes existantes pour la réalisation des relevés de végétation	160
Figure 46 : Bilan des carrés permanents inventoriés par site et méthode de localisation	162
Figure 47 : Méthode d'estimation du recouvrement par strate de végétation	164
Figure 48 : Coefficient d'abondance-dominance de Braun-Blanquet et valeurs de recouvrement moyen	165
Figure 49 : Constitution des bases de données issues des relevés de végétation	168
Figure 50 : Méthode de calcul du PPMi	172
Figure 51 : Localisation des ruchers expérimentaux	174
Figure 52 : Protocole d'observation des traits d'histoire de vie des colonies	178
Figure 53 : Méthode de prélèvement des pelotes de pollen et des échantillons de miel	180
Figure 54 : Bases de données constituées à partir de l'observation des traits d'histoire de vie des colonies	189
Figure 55 : Localisation des stations Météo-France mobilisées par site	191
Figure 56 : Calcul du coefficient de correction pour les températures moyennes de 2010 (site AU)	192
Figure 57 : Délimitation des phénophases en fonction de la courbe d'évolution du poids moyen des réserves situées dans le corps des ruches	203
Figure 58 : Cartographie statistique de trois variables liées à l'étude des THV des colonies	208
Figure 59 : Répartition spatiale de <i>Hedera helix</i> sur les six sites d'étude (d'après 150 relevés)	209
Figure 60 : Méthode de codage booléen d'un tableau de contingence	213
Figure 61 : Méthodes d'analyses multivariées	215
Figure 62 : Approche globale de l'analyse des données	221
Figure 63 : Processus d'analyse du potentiel de ressources trophiques des mosaïques paysagères	226
Figure 64 : Taux de recouvrement des grandes classes d'occupation du sol par site, en 2010	231
Figure 65 : Répartition spatiale des cinq grandes classes d'occupation du sol par site	234
Figure 66 : Caractérisation des espaces verts non agricoles et de leur intérêt trophique	235
Figure 67 : Répartition spatiale des espaces verts non agricoles en 2010	237
Figure 68 : Répartition des types de cultures par site, en 2010 et en 2011	240
Figure 69 : Profil des classes d'ilots de cultures en 2010	243
Figure 70 : Profils des classes d'ilots de cultures en 2011	244
Figure 71 : Répartition spatiale des classes d'ilots de cultures, par site et par an	247
Figure 72 : Taux de recouvrement de la composante ligneuse par site en 2010	248
Figure 73 : Caractérisation de la composante ligneuse par site, en 2010	251
Figure 74 : Répartition spatiale de la composante ligneuse par site	252
Figure 75 : Étendue et composition de l'unité fonctionnelle par site en 2010	254
Figure 76 : Configuration spatiale des unités fonctionnelles par site et par an	258
Figure 77 : Configuration spatiale de la composante ligneuse par site, en 2010	265
Figure 78 : Répartition des taxons d'intérêt nectarifère et pollinifère par famille	277
Figure 79 : Fréquence relative des taxons par classe d'abondance-dominance	278
Figure 80 : Pourcentage de présence des 32 premiers taxons (présence > à 1 %)	279
Figure 81 : Répartition spatiale des 10 espèces ayant le plus fort taux de recouvrement moyen par placette.	280
Figure 82 : Évolution phénologique des taxons ligneux et herbacés	282
Figure 83 : Cartographie des valeurs de pente par site d'étude.	290
Figure 84 : Richesse spécifique moyenne (a) et répartition des taxons (b) par classe de pente.	291
Figure 85 : Pourcentage de présence des 20 premiers taxons sur les classes de pente 1 à 4.	292
Figure 86 : Cartographie de l'orientation des pentes	294
Figure 87 : Richesse spécifique moyenne (a) et répartition des taxons (b) par classe d'exposition.	295
Figure 88 : Pourcentage de présence des 20 premiers taxons sur les classes d'exposition 1 à 4.	296
Figure 89 : Richesse spécifique moyenne (a) et répartition des taxons (b) par classe morpho-pédologique.	297
Figure 90 : Pourcentage de présence des 20 premiers taxons sur les quatre classes morpho-pédologiques.	298

Figure 91 : Richesse spécifique moyenne (a) et répartition des taxons (b) par classe d'humidité du sol.	299
Figure 92 : Pourcentage de présence des 20 premiers taxons sur les quatre classes d'humidité du sol.	300
Figure 93 : Richesse spécifique moyenne observée selon les différents modes de gestion	300
Figure 94 : Pourcentage de taxons présents dans 1, 2, 3, 4 ... à 11 classes de modes de gestion	301
Figure 95 : Résultats de la classification ascendante hiérarchique présentée dans l'espace factoriel de l'AFC selon les axes 1 / 2 (A) et 2 / 3 (B), d'après les 158 relevés.	305
Figure 96 : Répartition des faciès de ressources trophiques en fonction des sous-unités fonctionnelles	314
Figure 97 : Caractérisation de la diversité des faciès de ressources trophiques à travers l'étude de la richesse spécifique moyenne par placette (a), et de la variation de l'indice de diversité de Shannon inter et intra-faciès (b).	315
Figure 98 : Répartition spatiale des placettes associées aux sept faciès de ressources trophiques (a), et de leur indice de diversité (indice de Shannon).	316
Figure 99 : Évolution phénologique des floraisons par faciès.	318
Figure 100 : Durée moyenne de floraison des taxons par type de faciès ressource	320
Figure 101 : Évolution du Potentiel de Production de Miel en kg / ha par faciès ressource, tout au long de la saison.	322
Figure 102 : Évolution du Potentiel de Production de Miel moyen (en tonnes / 15 jrs), par sous-unité fonctionnelle et par site, tout au long de la saison.	326
Figure 103 : Évolution du Potentiel de Production de Miel par phénophase pour les sites TA (ouvert) et PI (fermé)	329
Figure 104 : Répartition du nombre de taxons par famille	346
Figure 105 : Familles les plus mobilisées pour la collecte de nectar	347
Figure 106 : Répartition des taxons par classe de fréquence, en fonction de nombre de grains de pollens comptabilisé	349
Figure 107 : Répartition des taxons ayant un pourcentage de présence supérieur à 1	350
Figure 108 : Contribution des sous-unités fonctionnelles à l'apport de ressources trophiques tout au long de la saison, et nature des taxons mobilisés	352
Figure 109 : Variation temporelle de la richesse spécifique (a) et de la diversité spécifique (b) moyenne par échantillon.	354
Figure 110 : Nature des miels stockés et pourcentage de contribution des sous-unités fonctionnelles à la constitution des réserves de miel	356
Figure 111 : Résultats de la classification ascendante hiérarchique présentée dans l'espace factoriel de l'AFC selon les axes 1-2.	360
Figure 112 : Résultats de la classification ascendante hiérarchique présentée dans l'espace factoriel de l'AFC selon les axes 1-3	361
Figure 113 : Évolution spatio-temporelle des sous-unités fonctionnelles mobilisées pour la collecte des ressources trophiques, entre un site ouvert (TA) et un site ferm (PI)	368
Figure 115 : Évolution saisonnière des réserves de miel et de pollen stockées dans les corps de ruche en 2010 et en 2011 (a et b) et des pelotes de pollen récoltées au moyen d'une trappe placée à l'entrée des colonies, en 2011.	384
Figure 116 : Évolution du développement de la population tout au long de la saison, en 2010 et en 2011	390
Figure 117 : Évolution de la taille de la population des colonies en fonction des différentes phénophases, pour l'année 2011	394
Figure 118 : Organisation des variables structurant la dynamique de développement des colonies selon les plans factoriels 1 / 2 (a) et 2 / 3 (b) d'après 396 individus.	402
Figure 119 : Résultats de la classification ascendante hiérarchique présentée dans l'espace factoriel de l'AFC selon les plans 1 / 2 et 2 / 3, d'après 396 individus, pour l'année 2010.	405
Figure 120 : Résultats de la classification ascendante hiérarchique présentée dans l'espace factoriel de l'AFC selon les plans 1 / 2 et 2 / 3, d'après 536 individus, pour l'année 2011..	410
Figure 121 : Représentativité des sites d'étude selon les différentes classes issues des CAH réalisées en 2010 et en 2011.	411

Liste des tableaux

Tableau 1 : Poids économique de la filière apicole française en millions d'euros	46
Tableau 2 : Profil de l'apiculture française en 2010	46
Tableau 3 : Les phénomènes caractéristiques du cycle biologique annuel d'une colonie et les activités associées.	61
Tableau 4 : Principales caractéristiques naturelles et anthropiques des sites d'étude.....	132
Tableau 5 : Bilan du nombre de sites mobilisés pour l'étude des interactions abeille / paysage dans différents travaux de recherche.....	135
Tableau 6 : Extrait de la nomenclature associée à la typologie des formes d'occupation du sol.....	146
Tableau 7 : Classes d'estimation de la taille de la population adulte d'une colonie.....	177
Tableau 8 : Classes de mortalité.....	182
Tableau 9 : Bilan des métriques paysagères mobilisées (1 / 2).	199
Tableau 10 : Organisation des matrices de données et nature des traitements statistiques effectués	201
Tableau 11 : Échelles temporelles d'analyse retenues pour chacune des matrices.....	204
Tableau 12 : Échelles spatiales d'analyse retenues pour chacune des matrices	206
Tableau 13 : Différences du taux de recouvrement des cinq grandes classes d'occupation du sol aux niveaux (a) inter-sites, (a et b) inter et intra-catégories de sites.....	233
Tableau 14 : Taux de recouvrement des classes d'ilots de cultures par site et par an	246
Tableau 15 : Étude des corrélations entre le pourcentage de ligneux, les surfaces cultivées et le type de site..	249
Tableau 16 : Différences du taux de recouvrement des unités et sous-unités fonctionnelles aux niveaux (a) inter-sites, (a et b) inter et intra-catégories de sites.	255
Tableau 17 : Configuration spatiale des surfaces cultivées et des surfaces pérennes	260
Tableau 18 : Variabilité de la configuration spatiale de l'unité fonctionnelle, aux niveaux (a) inter-sites, (a et b) inter et intra-catégories de sites.....	261
Tableau 19 : Étude des corrélations entre le pourcentage de ligneux et les indicateurs paysagers.....	263
Tableau 20 : Variabilité de la configuration spatiale de la composante ligneuse aux niveaux (a) inter-sites, (a et b) inter et intra-catégories de sites.....	264
Tableau 21 : Liste des espèces ligneuses en fleur lors de la première période de disette (semaines 20 à 24)....	285
Tableau 22 : Liste des taxons herbacés en fleur lors de la première période de disette (semaines 20 à 24).	287
Tableau 23 : Étude des corrélations entre les indices de recouvrement, de présence et la durée de floraison des taxons.	288
Tableau 24 : Étude des variations du nombre total d'espèces en fleurs entre les sept faciès ressources, en fonction des différentes phénomènes.....	319
Tableau 25 : Étude des variations du Potentiel de Production de Miel (PPM) entre les différents faciès ressources, et pour chacune des phénomènes.	323
Tableau 26 : Étude de variations du Potentiel de Production de Miel aux niveaux inter-sites et inter-catégories de sites.....	328
Tableau 27 : Comparaison du niveau de diversité des taxons mobilisés entre les sites et entre les catégories de sites, tout au long de la saison.....	373
Tableau 28 : Étude des variations inter-annuelles quant à l'évolution des réserves alimentaires et de la dynamique de développement de la population.	395
Tableau 29 : Étude des corrélations entre la dynamique de ponte et l'évolution phénologique des réserves alimentaires stockées par les colonies.	396
Tableau 30 : Étude des variations liées à l'évolution des THV des colonies tout au long de la saison, entre les trois types de mosaïques paysagères, en 2010 et en 2011.....	413
Tableau 31 : Influence des conditions climatiques locales sur l'évolution des traits d'histoire de vie des colonies	416
Tableau 32 : Étude des variations climatiques entre les sites et entre les années	417
Tableau 33 : Étude de l'influence de la composante ligneuse sur l'évolution des THV des colonies à différentes distances des ruchers, en 2010 (a) et en 2011 (b).....	419

Liste des photos

<i>Photo 1 : Impacts du remembrement agricole à l'échelle du paysage entre 1950 et 2008, commune de Puycasquier, département du Gers (32, France).</i>	27
<i>Photo 2 : La composante ligneuse, une pluralité de formes.</i>	80
<i>Photo 3 : Variabilité phytosociologique de différentes haies.</i>	147

Liste des annexes

<i>Annexe 1 : Évolution concomitante de la Politique Agricole Française (PAF) et de la Politique Agricole Commune (PAC)</i>	484
<i>Annexe 2 : Vers un verdissement de l'agriculture en France et en Europe</i>	485
<i>Annexe 3 : Liste des Surfaces d'Équivalent Topographiques, actuelles SIE, fiche BCAE VII.</i>	486
<i>Annexe 4 : Méthode d'agrégation du Registre Parcellaire Graphique et de la carte d'occupation du sol (hors cultures).</i>	487
<i>Annexe 5 : Typologie détaillée des formes d'occupation du sol</i>	488
<i>Annexe 6 : Nomenclature liée à la typologie des formes d'occupation du sol</i>	489
<i>Annexe 7 : Fiche mobilisée pour les relevés de végétation</i>	490
<i>Annexe 8 : Fiche mobilisée pour le relevé des paramètres stationnels (réalisation personnelle).</i>	491
<i>Annexe 9 : Détail des modalités issues de la Baseflor et liées aux variables écologiques (lumière, humidité, pH), (Julve, 1998).</i>	492
<i>Annexe 10 : Fiche de relevé pour l'observation de la dynamique de population des colonies (source : ADAM, 31)</i>	493
<i>Annexe 11 : Détail des formes d'occupation du sol par site et par an.</i>	494
<i>Annexe 12 : Analyse détaillée des différences de recouvrement des cinq grandes classes d'occupation du sol aux niveaux (a) inter sites, (a & b) inter et intra-catégories de sites.</i>	495
<i>Annexe 13 : Analyse détaillée des différences de recouvrement des unités et sous-unités fonctionnelles, aux niveaux (a) inter sites, (a & b) inter et intra-catégories de sites.</i>	496
<i>Annexe 14 : Détail des différences liées à la configuration spatiale de l'unité fonctionnelle, aux niveaux (a) inter-sites, (a & b) inter et intra-catégories de sites.</i>	497
<i>Annexe 15 : Détail des différences liées à la configuration spatiale de la composante ligneuse, aux niveaux (a) inter-sites, (a & b) inter et intra-catégories de sites.</i>	498
<i>Annexe 16 : Liste des taxons herbacés relevés sur le terrain, présentant un intérêt pour <i>Apis mellifera</i> L.</i>	499
<i>Annexe 17 : Liste des taxons ligneux relevés sur le terrain et présentant un intérêt pollinifère et ou nectarifère pour les colonies</i>	500
<i>Annexe 18 : Profil des classes associées au faciès ligneux mésohydrique (1/2).</i>	501
<i>Annexe 19 : Profil des classes associées au faciès ligneux mésohydrique (2/2)</i>	502
<i>Annexe 20 : Profil de la classe associée au faciès ligneux mésohydrique à hygrophile</i>	503
<i>Annexe 21 : Profil de la classe associée au faciès mixte.</i>	504
<i>Annexe 22 : Profil de la classe associée au faciès jardiné.</i>	505
<i>Annexe 23 : Profil de la classe associée au faciès cultivé.</i>	506
<i>Annexe 24 : Profil de la classe associée au faciès de transition</i>	507
<i>Annexe 25 : Profil de la classe associée au faciès prairial.</i>	508
<i>Annexe 26 : Liste des taxons d'intérêt mellifère retenus pour le calcul de l'indice PPM. Les valeurs journalières présentées dans les tableaux ci-dessus ont été recalculées à partir des données initiales obtenues dans la littérature scientifique.</i>	509
<i>Annexe 27 : Étude des corrélations entre l'organisation spatiale et le Potentiel de Production de Miel (en tonnes) à l'échelle des unités et sous-unités fonctionnelles.</i>	510
<i>Annexe 28 : Liste des taxons identifiés dans les échantillons de miel.</i>	511
<i>Annexe 29 : Étude de la significativité des différences entre les sites de même catégorie quant à l'évolution des THV des colonies tout au long de la saison, en 2010.</i>	512

<i>Annexe 30 : Étude de la significativité des différences entre les sites de même catégorie quant à l'évolution des THV des colonies tout au long de la saison, en 2011.....</i>	<i>513</i>
<i>Annexe 31 : Évolution des principaux paramètres climatiques locaux pour chacun des sites d'étude entre 2010 et 2011 (1 / 2).....</i>	<i>514</i>
<i>Annexe 32 : Évolution des principaux paramètres climatiques locaux pour chacun des sites d'étude, en 2010 et en 2011 (2 / 2).....</i>	<i>515</i>

Table des matières

Abréviations	3
Avant-propos	4
Sommaire	7
Introduction générale	9
Partie 1 - Contexte, problématique et approche méthodologique	20
Introduction de la première partie	21
Chapitre 1 - Contexte, problématique et aire d'étude	23
Introduction	23
1.1. Paysages agricoles et abeille domestique : quelles interactions ? quels bilans ? quelles questions ?	24
1.1.1. La transformation des paysages agricoles et les répercussions sur l'agrobiodiversité	24
1.1.1.1. Intensification de l'agriculture	24
1.1.1.2. Transformation des paysages agricoles	26
1.1.1.3. Impacts sur l'agrobiodiversité	32
1.1.2. L'abeille domestique (<i>Apis mellifera</i> L.), un cas d'étude	37
1.1.2.1. Le déclin des abeilles dans le monde	37
1.1.2.2. Des enjeux économiques et environnementaux importants	41
1.1.2.3. Des causes de mortalité	48
1.1.2.4. Le rôle stratégique de la ressource floristique	60
1.1.3. Étude des interactions entre les pollinisateurs et les zones de ressources trophiques en contexte paysager agricole	70
1.1.3.1. Une diversité d'échelles spatiales d'analyse	71
1.1.3.2. Une diversité d'échelles temporelles	74
1.1.3.3. Une diversité de méthodes d'observation	75
1.1.3.4. Les limites des méthodes d'analyses	77
1.1.4. La composante ligneuse : un potentiel de ressources trophiques et d'habitats pour les pollinisateurs sauvages et domestiques	79
1.1.4.1. Apports de la composante ligneuse pour les abeilles sauvages	81
1.1.4.2. Les apports de la composante ligneuse pour les colonies d'abeilles domestiques	82
1.1.4.3. Contribution des ligneux pour l'agriculture et l'environnement	84
1.1.5. Question de recherche	85
1.1.5.1. Problématique	85
1.1.5.2. Hypothèses	87
1.1.5.3. Objectifs	89
1.1.5.4. Des structures paysagères théoriques	90
1.2. Modèle d'analyse	91
1.2.1. Une approche par le Paysage-système	91
1.2.1.1. L'approche géosystémique	92
1.2.1.2. Le paysage système	93
1.2.2. Une approche transdisciplinaire	98
1.2.2.1. L'écologie fonctionnelle ou l'étude des THV	98
1.2.2.2. L'étude de la ressource trophique à l'interface entre écologie et géographie de la végétation	100
1.2.2.3. L'écologie du paysage et la notion d'hétérogénéité	102
1.2.3. Quel bilan de cette approche ?	104
1.3. Aire d'étude	106

1.3.1. Contexte général des sites d'étude :	106
1.3.2. Caractéristiques biogéographiques	107
1.3.2.1. Situation géographique	107
1.3.2.2. Données climatiques	107
1.3.2.3. Réseau hydrographique	108
1.3.2.4. Contexte géologique	109
1.3.2.5. Caractéristiques géomorphologiques et pédologiques	110
1.3.3. Des paysages fortement anthropisés	111
1.3.3.1. Caractérisation et dynamique des espaces semi-naturels	111
1.3.3.2. Une diversité de paysages agricoles	113
1.3.3.3. Une flore caractéristique des milieux agricoles	115
1.3.3.4. Le Gers du point de vue apicole	116
Conclusion	118
Chapitre 2 - Approche méthodologique	119
Introduction	119
2.1. Choix des sites d'étude	121
2.1.1. Délimitation d'une aire d'étude homogène	121
2.1.1.1. Recueil et consultation de données exogènes	122
2.1.1.2. La mise en place de partenariats	123
2.1.1.3. Caractérisation de la nouvelle aire d'étude	124
2.1.1.4. Méthode de sélection des sites d'étude	126
2.2. Collecte et constitution des bases de données exogènes	135
2.2.1. Documents généraux : cartes et images	136
2.2.1.1. Données topographiques	136
2.2.1.2. Les photographies aériennes	136
2.2.2. Données thématiques	137
2.2.2.1. Le Registre Parcellaire Graphique	137
2.2.2.2. Le Modèle Numérique de Terrain	140
2.2.3. Constitution de la carte d'occupation du sol	142
2.2.3.1. Mise au point d'une typologie hiérarchisée	142
2.2.3.2. Spatialisation des formes d'occupation du sol	148
2.3. Collecte des données endogènes	150
2.3.1. Modalités d'observations sur les six sites échantillon	150
2.3.2. Suivi des Traits d'Histoire de Vie des colonies	173
2.3.2.1. Dispositif de suivi des colonies	174
2.3.2.2. Observation des stratégies de reproduction	175
2.3.2.4. Constitution des bases de données liées à l'étude des traits d'histoire de vie	188
2.3.3. Suivi des conditions climatiques	190
2.3.3.1. Intérêt des données climatiques	190
2.3.3.2. Méthode de relevé	190
2.4. Méthode d'analyse des données	192
2.4.1. Analyse formalisée de la structure du paysage	193
2.4.1.1. Une approche par les métriques paysagères	193
2.4.1.2. Bilan des métriques retenues	195
2.4.1.3. Démarche méthodologique	199
2.4.2. Méthodes de traitements statistiques des données	200
2.4.2.1. Matrices de données et caractéristiques des variables soumises à l'analyse	200
2.4.2.2. Dimensions temporelles et spatiales retenues pour l'analyse des données	202
2.4.2.3. Méthodes de traitement statistique des données	206
Conclusion	220

Conclusion de la première partie	222
Partie 2 – Analyse paysagère des zones de ressources trophiques	224
Introduction de la deuxième partie	225
Chapitre 3 : Étude de l'organisation spatiale des zones de ressources trophiques	229
Introduction	229
3.1. Caractérisation de la composition des unités et sous-unités fonctionnelles	229
3.1.1. Caractérisation des grandes classes d'occupation du sol	230
3.1.2. Délimitation spatiale des unités et sous-unités fonctionnelles	235
3.1.2.1. Les espaces verts non agricoles	235
3.1.2.2. Les surfaces cultivées en 2010 et en 2011	238
3.1.2.3. Caractérisation de la composante ligneuse	248
3.1.2.4. Caractérisation de la disponibilité spatiale des unités et sous-unités fonctionnelles	253
3.2. Analyse de la configuration spatiale des zones ressources	255
3.2.1. Caractérisation de la configuration spatiale de l'unité fonctionnelle	256
3.2.1.2. Caractérisation de la configuration spatiale de la composante ligneuse en 2010	262
3.3. Discussion	266
3.3.1. Quels impacts de la composition des mosaïques paysagères sur la disponibilité des zones de ressources trophiques ?	266
3.3.2. Quelle accessibilité spatiale des zones de ressources trophiques ?	269
3.3.3. Apports et limites de cette approche	271
Conclusion	273
Chapitre 4 : Étude de la disponibilité spatio-temporelle des ressources floristiques nectarifères et pollinifères en contexte paysager agricole gersoïse	275
Introduction	275
4.1. Caractérisation des ressources floristiques nectarifères et ou pollinifères	276
4.1.1. Bilan des ressources floristiques inventoriées	276
4.1.1.1. Caractérisation de la richesse spécifique	276
4.1.1.2. Caractérisation des conditions écologiques optimales des espèces	277
4.1.1.3. Étude de la représentativité des espèces	278
4.1.2. Évolution phénologique de ressources nectarifères et pollinifères	282
4.1.2.2. Les taxons ligneux	283
4.1.2.3. Les taxons herbacés	285
4.1.2.4. Bilan	288
4.2. Caractérisation de l'organisation spatio-temporelle des faciès de ressources trophiques	288
4.2.1. Caractéristiques environnementales des relevés de végétation	289
4.2.1.1. Les paramètres de pente	290
4.2.1.2. L'altitude	293
4.2.1.3. L'orientation	293
4.2.1.4. Les caractéristiques morpho-pédologiques	296
4.2.1.5. Les caractéristiques hydriques	298
4.2.1.6. Les modes de gestion	300
4.2.2. Étude de l'organisation spatiale des ressources trophiques	302
4.2.2.1. Quelle structuration des espèces en fonction des paramètres environnementaux	302
4.2.2.1. Caractérisation des faciès de ressources trophiques	307
4.2.3. Approche de la diversité des faciès	314
4.2.4. Approche phénologique des faciès	317
4.3. Estimation du Potentiel de Production de Miel des mosaïques paysagères	321
4.3.1. Quelle contribution des faciès à l'apport de ressources nectarifères	322
4.3.2. Approche comparée du PPM à l'échelle des sous-unités fonctionnelles et des sites	325

4.3.2.1. Une contribution inégale des sous-unités fonctionnelles au PPM	325
4.4. Discussion	330
4.4.1. Quel bilan de la disponibilité spatio-temporelle des ressources floristiques pollinifères et nectarifères en contexte paysager agricole gersoises	331
4.4.2. Quels impacts de l'organisation spatiale des mosaïques paysagères sur le Potentiel de Production de miel	336
Conclusion	338
Conclusion de la deuxième partie	340
Partie 3 – Étude de l'adaptation des colonies au contexte paysager	342
Introduction de la troisième partie	343
Chapitre 5 : Analyse des stratégies de butinage	345
Introduction	345
5.1. Caractérisation des ressources floristiques mobilisées en fonction des sous-unités fonctionnelles.	345
5.1.1. Quel bilan des espèces nectarifères mobilisées ?	346
5.1.1.1. Caractérisation des familles mobilisées	346
5.1.1.2. Caractérisation des taxons mobilisés au cours de la saison	348
5.1.1.3. Origine spatiale des taxons mobilisés au cours des phénomènes associés à la période d'activité des colonies	351
5.1.1.4. Caractéristiques des miels stockés dans la colonie	355
5.2. Évolution phénologique des stratégies de butinage	358
5.2.1. Caractérisation des paramètres structurant la collecte de ressources trophiques:	359
5.2.1.1. Un gradient saisonnier	359
5.2.1.2. Un gradient entre les pollens dominants et isolés	359
5.2.1.3. Un gradient de présence du tournesol	361
5.2.2. Des stratégies de butinage évolutives :	362
5.2.2.1. La phase printanière (périodes prévernale et vernale)	363
5.2.2.2. Le pic de la première phase de disette (juin ou fin de la période vernale)	364
5.2.2.3. La fin de saison (périodes estivale et estivo-automnale)	364
5.3. Impacts de l'organisation spatiale des mosaïques paysagères sur l'exploitation spatio-temporelle des ressources nectarifères	365
5.3.1. La période prévernale : une mobilisation inégale des sous-unités fonctionnelles	366
5.3.2. La période estivo-automnale : une forte mobilisation de l'ensemble de la mosaïque paysagère	366
5.4. Discussion	369
5.4.1. La place prépondérante des sous-unités fonctionnelles ligneuses et cultivées (hors prairies)	369
5.4.2. Adaptation des stratégies de butinage en fonction du type de mosaïque paysagère	372
5.4.3. Impacts de la dynamique paysagère sur les stratégies de butinage.	376
Conclusion	378
Chapitre 6 : Analyse des traits d'histoire de vie des colonies	379
Introduction	379
6.1. Caractérisation de l'évolution saisonnière de la dynamique de développement des colonies	380
6.1.1. Approche globale	380
6.1.1.1. Les réserves de pollen et de miel : entre phases d'abondance et de rareté.	381
6.1.1.2. Caractérisation de la dynamique de développement de la population	386

Chapitre 6 : Analyse des traits d'histoire de vie des colonies	379
Introduction	379
6.1. Caractérisation de l'évolution saisonnière de la dynamique de développement des colonies	380
6.1.1. Approche globale	380
6.1.1.1. Les réserves de pollen et de miel : entre phases d'abondance et de rarecence.	381
6.1.1.2. Caractérisation de la dynamique de développement de la population	386
6.1.1.3. Quelles répercussions de l'évolution des réserves sur la dynamique de développement des colonies	395
6.2. Analyse des modes d'adaptation des colonies en fonction des types de mosaïques paysagères	397
6.2.1. Caractérisation de la distribution des colonies en fonction de leurs traits d'histoire de vie	398
6.2.1.1. Les paramètres structurant la dynamique de développement des colonies	398
6.2.1.2. Caractérisation des principaux profils biodémographiques	403
6.2.2. Analyse des effets liés aux types de structures paysagères	412
6.3. Analyse des impacts de la composante ligneuse sur la dynamique de développement des colonies	416
6.3.1. Impacts des conditions climatiques locales sur l'évolution des THV des colonies.	416
6.3.2. Impacts de l'organisation spatiale de la composante ligneuse	418
6.4. Discussion	422
6.4.1. Un développement fortement conditionné par la disponibilité des ressources trophiques	423
6.4.2. Impacts du gradient de fermeture des mosaïques paysagères sur l'adaptation des THV des colonies	424
6.4.3. L'importance de l'organisation spatiale de la composante ligneuse sur la dynamique de développement des colonies	425
Conclusion	427
Conclusion de la troisième partie	429
Conclusion générale	431
Références bibliographiques	437
Annexes	483
Table des illustrations	516
Liste des figures	516
Liste des tableaux	519
Liste des photos	520
Liste des annexes	520
Table des matières	522